ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 70

12

ДЕКАБРЬ



«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1985

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 70 (1985) № 12

Журнал основан в 1916 г.

Издается 12 раз в год

УДК (005) : 581.4 : 581.49

М. А. Баранова

КЛАССИФИКАЦИИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ТИПОВ УСТЬИЦ

M. A. BARANOVA. CLASSIFICATIONS OF THE MORPHOLOGICAL TYPES OF STOMATA

Рассматриваются различные системы классификации типов устьиц и обсуждаются некоторые стоматографические термины. Дан критический обзор известных морфологических типов устьичного аппарата.

Морфологические типы устьичных комплексов различаются прежде всего тем, какие клетки окружают устьица, — обычные эпидермальные или видоизмененные, так называемые побочные, и в случае, если устьица окружены побочными клетками, различаются числом, формой и расположением побочных клеток. На этих признаках и основаны классификации морфологических типов устьиц. Прежде чем обсуждать известные классификации типов устьичного аппарата, необходимо дать точные определения таких терминов, как устьице, устьичный комплекс, или аппарат, побочные клетки, так как в их определении нет единообразия. Определения, представляемые в этой статье, соответствуют таковым, сделанным ранее C. A. Stace (1965), W. R. J. Van Cotthem (1970b), H. P. Wilkinson (1979).

Устьице состоит из пары замыкающих клеток с устьичной щелью (апертурой) между ними.

Устьице окружено обычными или видоизмененными эпидермальными клетками. Клетки, непосредственно окружающие замыкающие и не отличающиеся от остальных клеток эпидермы, называются «соседними». Клетки, также непосредственно окружающие замыкающие клетки и явно отличающиеся от остальных эпидермальных клеток по форме, размерам или структуре, называются «побочными». Это традиционные, «классические» определения. Именно таким образом интерпретировал эти термины H. Solereder (1908). Так, описывая устьица представителей сем. *Chloranthaceae*, он использует термины «побочные» для устьиц видов родов *Chloranthus* и *Ascarina* (Solereder, 1908; соответственно с. 695 и 1039) и «соседние» для клеток, окружающих устьица представителей рода *Hedyosmum* (с. 695). Иное содержание вкладывают в эти термины некоторые другие авторы (как, например, O. Rohweder с соавторами, 1971). В их понимании побочные клетки — это клетки, непосредственно примыкающие к замыкающим клеткам (форма клеток совершенно не принимается во внимание), а соседние — все остальные эпидермальные клетки,окружающие замыкающие клетки, которые отличаются по форме или расположению от других эпидермальных клеток.[1]

Напротив, если следовать W. W. Payne (1970), при употреблении термина «побочная» клетка совершенно не следует принимать во внимание расположение побочной клетки непосредственно рядом с замыкающими клетками. «Любая клетка, производимая меристемоидом, кроме инициальной клетки замыкающих клеток, называется побочной клеткой, независимо от того, примыкает ли она к замыкающей клетке или нет» (Payne, 1970 : 141). Однако, как отмечал еще

[1] Естественно, что логическим следствием такой интерпретации этими авторами терминов «соседние» и «побочные» клетки являются определения устьичных типов, отличающиеся от общепринятых.

Stace (1965), термин «побочные» клетки не имеет никакого онтогенетического значения. P. B. Tomlinson (1969) и последующие авторы (Patel, 1978; Rasmussen, 1981) указывают на то, что клетки, связанные с замыкающими онтогенетически, но не отличающиеся от других клеток эпидермы в зрелом состоянии, не следует рассматривать как побочные клетки. В своем критическом обзоре, посвященном терминологии и классификации устьиц и развития устьиц, H. Rasmussen (1981 : 209) подчеркивает, что определения побочных и соседних клеток не должны быть основаны на сочетании морфологических и онтогенетических критериев, поскольку «мезогенные и перигенные клетки, структурно не видоизмененные в зрелости, действительно существуют, и эпидермальные клетки, соседние с замыкающими клетками, могут быть структурно видоизменены по сравнению с другими клетками эпидермы». Термины «побочные» и «соседние» клетки, как еще раз отметила автор, должны использоваться исключительно в морфологическом смысле.

Устьице вместе с соседними или побочными клетками составляет устьичный комплекс, или устьичный аппарат. Некоторые авторы (Payne, 1970) употребляют термин «устьице», имея в виду устьичный аппарат.

Следует обратить внимание на то, что при описании устьиц нередко используется термин «околоустьичные» для клеток, непосредственно окружающих устьица, но этот термин указывает только на расположение клеток и не дает морфологической характеристики определяемых им клеток: его употребление требует дальнейшей конкретизации, поэтому, мне кажется, является излишним.

Наиболее ранней классификацией устьиц является широко известная классификация устьиц двудольных, разработанная J. Vesque (1889); в ее основу был положен способ развития устьичного аппарата: было установлено 6 онтогенетических типов — 3 перигенных и 3 мезогенных, однако в результате конвергенции только 4 типа могут быть различимы в зрелом состоянии. Они различаются расположением побочных клеток относительно замыкающих клеток: ранункулоидный, круцифероидный, кариофиллоидный и рубиацеоидный. Названия данных типов, или классов, происходят от названий семейств, для которых, как считал Vesque, эти типы наиболее характерны. Но, как выяснилось в дальнейшем, типы, выделенные Vesque, встречаются во многих других семействах, поэтому термины, им предложенные, оказались в достаточной степени условными. Кроме того, сначала типы Vesque были онтогенетическими, но с течением времени, в связи с тем, что детали развития устьиц у большинства изучаемых растений были неизвестны, они стали использоваться для классификации устьиц зрелого листа. Но, как известно, к одинаковому расположению побочных клеток вокруг зрелого устьица могут привести разные способы развития, поэтому возникают серьезные трудности при использовании терминов Vesque для обозначения онтогенетических типов устьиц. Так, например, изучая развитие устьиц видов рода *Drimys*, W. Bondeson (1952 : 213) приходит к выводу, что «устьица *Drimys* в отношении способа их происхождения соответствуют рубиацеоидному типу». Однако к рубиацеоидному расположению побочных клеток, когда устьице сопровождается с каждой стороны одной или более побочными клетками, параллельными длинной оси щели и замыкающим клеткам, могут привести как мезогенный, так и мезоперигенный способы развития. Устьица *Drimys* являются мезоперигенными: с каждой стороны замыкающих клеток располагается мезогенная побочная клетка, на обоих полюсах к устьицу примыкают перигенные соседние клетки.

Таким образом, использование терминов Vesque вызывало серьезные трудности. Возникла необходимость в новых терминах, не связанных с определенными таксонами и лишенных онтогенетического аспекта. Такие термины были предложены C. R. Metcalfe и L. Chalk (1950) в «Анатомии двудольных»; сейчас они широко используются и известны как классические. Metcalfe и Chalk предложили классифицировать устьица по принципу топографии побочных клеток в зрелом состоянии, совершенно не принимая во внимание онтогенез устьичного аппарата. Но прежде чем перейти к обсуждению этой классификации, следует упомянуть еще один важный этап в создании классификации устьиц, связанный с классическими исследованиями R. Florin по устьицам голосеменных растений. Florin (1931, 1933) выделял 2 типа развития устьиц у голосеменных: синдето-

хейльный, у которого замыкающие и побочные клетки происходят из одной и той же материнской клетки, и гаплохейльный, у которого замыкающие и побочные клетки происходят из разных клеток. Обычно оба типа могут быть различимы в зрелом состоянии: у синдетохейльного типа две побочные клетки окружают замыкающие клетки устьиц, тогда как у гаплохейльного — непостоянное число клеток окружает замыкающие клетки. Это позволило Florin, имевшему в распоряжении ископаемый материал, делать выводы относительно онтогенеза устьичного аппарата только на основании изучения зрелых устьиц. Однако, как было подтверждено многими исследованиями, присутствие побочных клеток не всегда означает наличие синдетохейльного типа онтогенеза устьичного аппарата, так же как их отсутствие — гаплохейльного типа; к тому же оба термина более часто используются не в онтогенетическом смысле, а для описания вполне развитого устьичного аппарата, как это случилось с онтогенетическими терминами Vesque, поэтому от этих терминов, по мнению Stace (1965 : 47), лучше отказаться и клетки, соседние с устьицем (независимо от того, являются ли они побочными клетками, т. е. отличаются от других эпидермальных клеток или нет), описывать как мезогенные или перигенные в зависимости от их происхождения из той же самой материнской клетки, что и устьице, или из других клеток. Термины «мезогенные» и «перигенные» впервые были использованы Florin (1933).

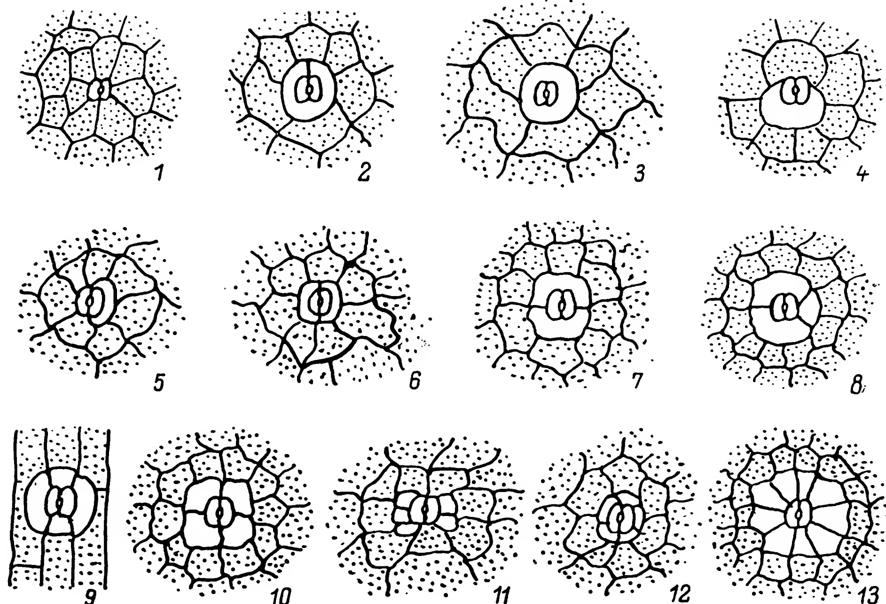
Особенно недопустимо применение терминов «синдетохейльный» и «гаплохейльный» к устьичному аппарату цветковых, что нередко встречалось при описании эпидермальных структур, особенно представителей порядка *Magnoliales* (Rao, 1939; Bondeson, 1952; Jalan, 1962). Это, видимо, явилось результатом переоценки сходства между *Magnoliales* и голосеменными, допускаемой некоторыми исследователями (Rao, 1939), что в свою очередь явилось результатом отсутствия стоматографических данных по многим семействам цветковых в то время и отмечалось мной ранее (Baranova, 1972). На нежелательность применения терминов «гаплохейльный» и «синдетохейльный» к устьицам цветковых указывали еще американские анатомы I. W. Bailey и C. G. Nast (1945 : 148): «Классифицировать устьица родов двудольных как гаплохейльные или синдетохейльные, особенно при обсуждении предполагаемых связей между покрытосеменными и голосеменными, является в настоящее время преждевременным и, вероятно, ошибочным». В своих работах, посвященных морфологии и связям *Trochodendron* и *Tetracentron* (Bailey, Nast, 1945), *Illicium*, *Schisandra* и *Kadsura* (Bailey, Nast, 1948), они использовали термины Vesque. Широкое применение этих терминов продолжалось вплоть до 50-х годов нашего столетия, когда была опубликована «Анатомия двудольных» Metcalfe, Chalk (1950), предложивших свою получившую признание во всем мире классификацию устьиц двудольных. В основу этой классификации было положено, как уже отмечалось, расположение побочных клеток относительно замыкающих. Авторы заменили термины «ранункулоидный» на «аномоцитный», «круцифероидный» — «анизоцитный», «кариофиллоидный» — «диацитный» и «рубиацеоидный» — «парацитный», определяя их следующим образом (Metcalfe, Chalk, 1950 : XV).

А н о м о ц и т н ы й. Устьица окружены ограниченным числом клеток, не отличающихся размерами или формой от остальных клеток эпидермы. Wilkinson (1979) во 2-м издании «Анатомии двудольных» определяет этот тип устьиц так: эпидермальные клетки вокруг замыкающих клеток неотличимы от других клеток эпидермы (см. рисунок, *1*).

А н и з о ц и т н ы й. Устьица окружены тремя клетками, из которых одна обычно меньше двух других (см. рисунок, *8*; табл. I, *5*).

Д и а ц и т н ы й. Устьица окружены парой побочных клеток, чья общая стенка находится под прямым углом к замыкающим клеткам. Wilkinson (1979) включает в этот тип диаллелоцитные устьица и определяет диацитный тип следующим образом: устьица окружены одной или более парами побочных клеток, общие стенки которых находятся под прямым углом к замыкающим клеткам (см. рисунок, *7*).

П а р а ц и т н ы й. Устьица сопровождаются с каждой стороны одной или более побочными клетками, параллельными длинной оси апертуры и замыкающим клеткам (см. рисунок, *6*; табл. I, *1*).



Типы устьиц.

1 — аномоцитный, *2* — десмоцитный, *3* — перицитный, *4* — полоцитный, *5* — гемипарацитный, *6* — парацитный, *7* — диацитный, *8* — анизоцитный, *9* — тетрацитный, *10* — ставроцитный, *11* — латероцитный, *12* — энциклоцитный, *13* — актиноцитный.

Многие последующие авторы (Payne, 1970; Fryns-Claessens, Van Cotthem, 1973; Dilcher, 1974; Голышева, 1974; Баранова, 1975; Wilkinson, 1979) отмечали, что парацитные устьица могут быть полностью окружены побочными клетками, имеющими общие стенки, или, помимо побочных клеток, к одному или к обоим полюсам могут примыкать обычные эпидермальные — соседние клетки, в этом случае побочные клетки не достигают устьичных полюсов. Эти различия в структуре побочных клеток связаны с различиями в ходе онтогенеза устьичного аппарата: «развитие парацитных устьиц, у которых к одному или к обоим полюсам примыкают перигенные соседние клетки, является пара-мезоперигенным, парацитные устьица с замыкающими клетками, полностью окруженными побочными клетками, являются истинно пара-мезогенными» (Fryns-Claessens, Van Cotthem, 1973). D. L. Dilcher (1974) разграничивает парацитный тип устьичного аппарата: к парацитным устьицам он относит только «устьица, полностью окруженные двумя побочными клетками, длинная ось которых параллельна длинной оси замыкающих клеток». Устьица, у которых обе побочные клетки только примыкают с каждой стороны к замыкающим клеткам, но не окружают их полностью (к одному или к обоим полюсам примыкают обычные клетки эпидермы), Dilcher (1974 : 95) предлагает называть брахипарацитными. Оба варианта парацитных устьиц могут встречаться в одном семействе, как отмечалось, например, у *Magnoliaceae* (Baranova, 1972): наряду с устьицами, полностью окруженными побочными клетками (это особенно характерно для родов *Pachylarnax*, *Tsoongiodendron*), у представителей этого семейства в значительно большем числе наблюдались устьица, окруженные, помимо побочных, обычными эпидермальными — соседними клетками. Аналогичные данные приводил для видов *Centrospermae* и *Polygonales* J. A. Inamdar (1969 : 547). Wilkinson (1979) оба варианта парацитных устьиц классифицирует как парацитный тип (независимо от того, «встречаются или нет на устьичных полюсах побочные клетки»). Она так же, как и Dilcher (1974 : 95), добавляет к первоначальному определению парацитного типа, что побочные клетки могут быть латерально вытянутыми или нет.

Устанавливая аномоцитный тип, Metcalfe и Chalk (1950 : XV) отмечали недостаточную четкость его определения. Действительно, определение этого типа содержит только характеристику окружающих устьице клеток и не указывает

на расположение этих клеток относительно устьица, что является одним из основных признаков, положенных в основу классификации устьиц, поэтому присутствие аномоцитного типа не означает какой-то определенной организации клеток, примыкающих к устьицу, т. е. аномоцитный тип представляет собой соединение различных типов или подтипов устьичного аппарата. «Ранункулоидные, или аномоцитные, устьица, — отмечают Metcalfe и Chalk (1950 : XV), — включают ряд типов, для которых будущее исследование, вероятно, обеспечит более удовлетворительную классификацию». Выделением актиноцитного типа они подтвердили это заявление.

Актиноцитный тип они определяют как «устьице, окруженное кольцом радиирующих клеток» (см. рисунок, *13*). Несколько позднее А. Я. Штромберг (1956), также отмечая, что аномоцитный тип включает, по-видимому, несколько типов устьичного аппарата, выделила энциклоцитный тип устьиц. Спустя несколько лет Stace (1965), не зная о работе Штромберг, предложил циклоцитный тип устьиц, имея в виду тот же самый тип расположения побочных клеток.

Энциклоцитный, или циклоцитный, тип устьиц характеризуется узким кольцом из четырех или более побочных клеток, окружающих устьице (см. рисунок, *12*; табл. I, *4*; табл. III, *2*). Чтобы более четко разграничить актиноцитный и энциклоцитный, или циклоцитный, типы, Stace несколько изменил первоначальное определение актиноцитного типа, предложенное Metcalfe и Chalk. Актиноцитный тип, по Stace (1965 : 48), — устьица, окруженные четырьмя или более побочными клетками, вытянутыми радиально к устьицам. Недавно Wilkinson (1979) еще раз внесла изменение в определение актиноцитного типа, отмечая, что этот термин сейчас более точно применяется к устьицам, окруженным побочными клетками, которые несколько радиально вытянуты (число побочных клеток не указывается). Как актиноцитный, так и энциклоцитный, или циклоцитный, типы рассматриваются Stace (1965 : 48) как простые модификации аномоцитного типа. К этой группе типов устьичного аппарата относится установленный значительно позднее латероцитный тип (см. рисунок, *11*; табл. I, *2*; табл. III, *1*), возникший также в результате специализации аномоцитного типа (Den Hartog, Baas, 1978).[2]

Рассматривая возможность выделения из аномоцитного типа новых типов, Van Cotthem (1970b : 244) считает, что «наиболее вероятно они могут быть выделены в группе с непостоянным числом побочных клеток, т. е. в группе с устьицами, часто окруженными видоизмененными эпидермальными клетками, и в группе с несколькими, неопределенными и слабодифференцированными побочными клетками, которые Tomlinson (1969 : 404) нашел у некоторых однодольных». По-видимому, к этой категории относятся устьица, окруженные побочными клетками, образующими более или менее выраженную розетку. Такие устьица нередко встречаются, например, в семействах *Saururaceae* и *Chloranthaceae* (табл. IV, *1*, *2*). Описывая эти устьица, разные авторы по-разному определяют клетки, их окружающие. Так, клетки, окружающие устьица в сем. *Saururaceae*, Wilkinson (1979) называет более или менее ясно выраженными побочными, тогда как Metcalfe и Chalk (1950) называют их эпидермальными.

В 1961 г. Metcalfe (1961) описал тетрацитный тип устьичного аппарата, который он идентифицировал у многих однодольных. У тетрацитного типа устьица окружены четырьмя побочными клетками — двумя латеральными и двумя полярными (см. рисунок, *9*; табл. I, *6*).

В 60-е годы нашего столетия возрос интерес к изучению развития устьичного аппарата,[3] появляются многочисленные публикации по онтогенезу устьиц у представителей различных семейств цветковых (Paliwal, 1961, 1966, 1967; Jalan, 1962; Pant, Verma, 1963; Pant, Mehra, 1963, 1964; Pant, Kidwai, 1964;

---

[2] Определение латероцитного типа дано ниже.

[3] Следует отметить, что работы, посвященные онтогенезу устьиц, были опубликованы еще в конце прошлого—начале нашего столетия (Oudemans, 1866; Hildebrand, 1866; Strasburger, 1866—1867; Rauter, 1870; Prantl, 1872; Tognini, 1897; Porsch, 1905).

Pant, Banerji, 1965). Для обозначения разных способов развития устьичного аппарата у цветковых авторы продолжали использовать термины «синдетохейльный» и «гаплохейльный», предложенные Florin (1931, 1933) для описания двух типов развития устьиц у голосеменных. Однако, как уже отмечалось, оба термина широко используются не в онтогенетическом, а в топографическом смысле — для описания взрослых устьиц, поэтому возникла настоятельная необходимость в разработке новых онтогенетических терминов, и эту задачу успешно выполнил D. D. Pant (1965), предложивший классификацию онтогенетических типов устьиц.[4] Он выделил три крупные категории в зависимости от того, происходят ли клетки, окружающие устьице, из той же самой материнской клетки, что и устьице, или из других клеток:

1) мезогенный устьичный аппарат, у которого все побочные клетки или одна кольцеобразная побочная клетка происходят из той же самой материнской клетки, что и замыкающие клетки;

2) мезоперигенный устьичный аппарат, у которого только одна из окружающих клеток образуется таким путем, остальные образуются из других клеток;

3) перигенный устьичный аппарат, у которого ни одна из окружающих клеток не происходит из той же самой материнской клетки, что и замыкающие клетки.

Таким образом, в основу классификации Pant был положен способ развития устьичного аппарата без учета типов взрослых структур.

До конца 60-х годов нашего столетия все известные классификации морфологических типов устьиц основывались на изучении устьиц цветковых (Vesque, 1889; Metcalfe, Chalk, 1950) и голосеменных (Florin, 1931, 1933). Следующий важный этап в разработке классификации типов устьиц связан с исследованиями устьиц папоротников, проведенными Van Cotthem (1970a). У папоротников были обнаружены пять новых типов устьиц, которые вместе с ранее известными типами составили новую классификацию типов устьиц (Van Cotthem, 1970b). Этим типам Van Cotthem дает следующие определения:

1. Гипоцитный тип. Две побочные клетки с порой в их общей антиклинальной стенке, над которыми замыкающие клетки находятся в диацитном положении. Позднее гипоцитный и эпицитный типы Van Cotthem стал классифицировать как подтипы диацитного типа (Fryns-Claessens, Van Cotthem, 1973 : 114).

2. Перицитный тип. Замыкающие клетки окружены одной побочной клеткой; устьице не соединено с побочной клеткой антиклинальной клеточной стенкой (см. рисунок, *3*; табл. II, *1*).

3. Десмоцитный тип. Замыкающие клетки окружены одной побочной клеткой, но устьице соединено с побочной клеткой антиклинальной клеточной стенкой; соединение обычно полярное (см. рисунок, *2*).

4. Полоцитный тип. Замыкающие клетки окружены одной побочной клеткой не полностью: к одному из устьичных полюсов примыкают одна или две эпидермальные клетки. «Устьице прикреплено к дистальной (маргинополярной) стороне единственной побочной клетки; таким образом, эта побочная клетка имеет U- или подковообразную форму. Соединение всегда на дистальном конце замыкающих клеток и никогда не бывает ниже половины длины замыкающих клеток» (см. рисунок, *4*; табл. II, *2*).

5. Ставроцитный тип. Устьице окружено четырьмя (иногда тремя или пятью) одинаковыми, более или менее радиально вытянутыми побочными клетками, антиклинальные стенки которых расположены накрест по отношению к замыкающим клеткам (см. рисунок, *10*).

К ставроцитному типу (как его разновидность) Wilkinson (1979) относит аномотетрацитный тип Dilcher (1974 : 98), который он рассматривает в группе тетрацитных типов. Аномотетрацитный тип — с четырьмя клетками, беспорядочно расположенными вокруг замыкающих клеток. Некоторое время спустя, после того как ставроцитный тип был описан Van Cotthem у папоротников

[4] Индийские авторы (Pant, Mehra, 1964) предложили продолжать использовать термины «синдетохейльный» и «гаплохейльный» в литературе по устьицам голосеменных, где их широко применяли в основном в топографическом смысле.

(Van Cotthem, 1970a), Fryns-Claessens и Van Cotthem (1973) обнаружили ставроцитные устьица у цветковых (сем. *Marcgraviaceae*).

Помимо 5 новых типов устьиц и 7 известных ранее (аномоцитный, анизоцитный, диацитный, парацитный, актиноцитный, энциклоцитный, тетрацитный), Van Cotthem (1970b) вводит в свою классификационную таблицу следующие стоматотипы:

Гексацитный тип. Устьице сопровождается шестью побочными клетками — двумя латеральными парами, параллельными длинной оси щели, и двумя полярными (терминальными) клетками; вторая пара латеральных побочных клеток такой же длины, как устьичный комплекс, или пара полярных клеток такой же ширины, как устьичный комплекс. Этот тип был установлен Tomlinson (1969 : 33) для однодольных, хотя Inamdar (1970) отмечает его и среди двудольных. По мнению Van Cotthem (1970b : 241), гексацитный тип можно рассматривать как разновидность тетрацитного типа — с дополнительной парой латеральных побочных клеток. Такой же точки зрения придерживается и Wilkinson (1979 : 100): «гексацитный тип — видоизмененный тетрацитный тип, с дополнительной парой латеральных побочных клеток».

Эпицитный тип. Две побочные клетки в диацитном положении, но расположены над замыкающими клетками. Как и гипоцитный тип, Van Cotthem позднее стал рассматривать его как подтип диацитного типа (Fryns-Claessens, Van Cotthem, 1973 : 114).

Гемипарацитный тип. Устьице сопровождается одной побочной клеткой, параллельной длинной оси щели, побочная клетка длиннее или короче чем замыкающие клетки (см. рисунок, *5*). Wilkinson (1979), отмечая сходство этого типа с парацитным, указывает, что он встречается изредка среди парацитных устьиц.[5]

В 1970 г. Payne (1970) описал геликоцитный и аллелоцитный типы устьичного аппарата, которые он обнаружил у двудольных. Он определяет их следующим образом:

Геликоцитный тип — со спиралью из четырех или более побочных клеток, окружающих замыкающие клетки.

Аллелоцитный тип — с тремя или более расположенными поочередно серповидными побочными клетками постепенно увеличивающихся размеров.[6]

Аллелоцитный тип устьичного аппарата включает в себя параллелоцитные устьица, у которых побочные клетки параллельны замыкающим, и диаллелоцитные, у которых побочные клетки находятся под прямым углом к замыкающим клеткам.

Как отмечает автор, геликоцитные и аллелоцитные устьица близки к мезогенным формам анизоцитных, парацитных и диацитных устьиц. «Геликоцитный, параллелоцитный и диаллелоцитный типы устьиц могут быть преобразованы соответственно в анизоцитную, парацитную и диацитную формы посредством сокращения числа клеточных делений в меристемоидах до образования инициальных клеток замыкающих клеток» (Payne, 1970 : 145).

Wilkinson (1979) [7] включает диаллелоцитные устьица в диацитный тип, тогда как геликоцитные и параллелоцитные устьица Baas рассматривает как подтипы анизоцитного и парацитного стоматотипов соответственно (Den Hartog, Baas, 1978).

Все известные рассмотренные здесь системы классификации устьиц (Vesque, 1889; Florin, 1931, 1933; Metcalfe, Chalk, 1950; Pant, 1965; Van Cotthem, 1970b,

---

[5] Inamdar (1969) и другие индийские авторы (Patel, Inamdar, 1971) называют этот стоматотип «устьицами с одной побочной клеткой». Они отмечают, что гемипарацитные устьица встречаются также вместе с аномоцитными и некоторыми другими.

[6] В связи с тем, что при переводе на русский язык определения аллелоцитного типа нам пришлось несколько отступить от текста автора, считаем необходимым привести оригинальное определение (Payne, 1970): «Allelocytic type — with an alternating complex of three or more C-shaped subsidiary cells of graded sizes».

[7] Рассматривая параллелоцитные устьица как самостоятельный стоматотип, Wilkinson в отличие от Payne считает, что побочные клетки параллелоцитных устьиц могут быть не только мезогенными, но и перигенными.

1971) являются классификациями исключительно морфологических типов устьиц или классификациями онтогенетических типов устьичного аппарата. Опубликование в 1973 г. новой классификации онтогенетических типов устьиц (Fryns-Claessens, Van Cotthem, 1973) устранило разрыв между морфологической и онтогенетической классификациями. Авторы разработали новую терминологию, используя сочетания терминов, взятых из обеих классификаций. Новые термины, определяющие как морфологический, так и онтогенетический тип устьичного аппарата, состоят из двух частей: первая часть указывает на природу взрослого устьица, вторая — определяет онтогенетическую группу, к которой принадлежит устьице (перигенные, мезоперигенные, мезогенные): например, пара-мезоперигенный (для парацитных устьиц, развивающихся мезоперигенным путем) и пара-мезогенный (для того же самого типа взрослых устьиц, развивающихся мезогенным путем).

Как и Pant (1965), авторы рассматриваемой классификации выделяют три основные онтогенетические категории устьиц — перигенную, мезоперигенную и мезогенную. Однако изменено определение мезоперигенного типа, предложенного Pant, — допускается, что более чем одна соседняя или побочная клетка может быть мезогенной. В трех основных онтогенетических группах выделяется 26 типов устьиц.

Несколько лет спустя R. A. Stevens и E. S. Martin (1978) предложили свою онтогенетическую классификацию типов устьиц и также разработали сложную терминологию для описания устьичного аппарата как в морфологическом, так и в онтогенетическом аспектах. Они увеличили число онтогенетических терминов от трех, признаваемых ранее (Pant, 1965; Fryns-Claessens, Van Cotthem, 1973), до семи. Это увеличивает число сложных терминов, определяющих тип устьичного комплекса, до 50.

Однако, как справедливо замечает Rasmussen (1981) в критическом обзоре, касающемся терминологии и классификации зрелых устьиц и их онтогенеза, Stevens и Martin — авторы новой онтогенетической классификации — основывают свои определения «побочных» и «соседних» клеток как на онтогенетических, так и на морфологических критериях (см. выше). В их интерпретации: «Побочные клетки родственны онтогенетически связанным с ними замыкающим клеткам и происходят из устьичного меристемоида или протодермальных клеток, соседних с устьичными меристемоидами, и в зрелом состоянии обычно морфологически отличаются от других клеток эпидермы. Соседние клетки являются протодермальными клетками, прямыми производными листовой меристемы, которые находятся непосредственно рядом с устьичным меристемоидом, не подвергаясь какому-либо клеточному делению, так что в зрелом состоянии они морфологически неотличимы от других клеток эпидермы, за исключением их контакта с замыкающими клетками» (Stevens, Martin, 1978 : 53). В то же время, как отмечает далее Rasmussen (1981), известно, что мезогенные и перигенные клетки могут быть структурно не видоизменены в зрелом состоянии, а эпидермальные клетки, соседние с замыкающими клетками, могут быть структурно видоизменены по сравнению с другими клетками эпидермы, поэтому если следовать Stevens и Martin в определении «соседних» и «побочных» клеток, классифицировать их невозможно.

Rasmussen (1981) считает, что развитие устьичного комплекса и его дефинитивная форма должны рассматриваться как независимые признаки. «Несколько способов развития могут заканчиваться образованием неотличимых зрелых устьичных комплексов и сходные последовательности клеточных делений могут заканчиваться совершенно различными структурными формами в зрелости» (Rasmussen, 1981 : 203). Действительно, Payne (1970) отмечает как мезогенный, так и мезоперигенный способы развития парацитного устьичного аппарата в сем. *Magnoliaceae*. Tomlinson (1974) обнаружил различия в развитии парацитного устьичного аппарата у однодольных, на основании которых он выделяет у них два типа парацитных устьиц, условно называя их «злаковым» (без косых делений) и «пальмовым» (с косыми делениями) типами.

Сем. *Commelinaceae*, по данным Tomlinson, имеет несколько вариантов «злакового» типа, т. е. несколько различных способов развития парацитного устьичного комплекса без косых делений.

Аномоцитный стоматотип, как считалось еще недавно (Fryns-Claessens, Van Cotthem, 1973), может быть перигенным и мезоперигенным. Тщательное изучение онтогенетических типов аномоцитного устьичного аппарата, проведенное Farooqui (1981), показало, что аномоцитные устьица наряду с перигенными и мезоперигенными могут быть также мезогенными. В пределах этих трех основных онтогенетических типов автор обнаружила 7 (с несколькими модификациями) различных способов развития аномоцитного устьичного комплекса. Таким образом, аномоцитные устьица онтогенетически неэквивалентны и бо́льшая часть морфологических типов зрелых устьичных комплексов также онтогенетически неоднородна (это отражено в онтогенетической классификации Fryns-Claessens и Van Cotthem).

По мнению Rasmussen, классификацию онтогенетических типов не следует сочетать с морфологической классификацией зрелых устьичных комплексов.

Наряду с многочисленными публикациями по онтогенезу устьичного аппарата различных групп цветковых в последние десятилетия появляется значительное количество работ, посвященных сравнительно-морфологическому изучению устьиц многих семейств цветковых. Среди них особенно следует отметить исследования голландских ученых — Baas и его учеников (Baas, 1972, 1974, 1975; Jansen, Baas, 1973; Van Staveren, Baas, 1973; Van Vliet, Baas, 1975; Den Hartog, Baas, 1978; Baas, Kool, 1983; Van Welzen, Baas, 1984). Проводя изучение устьичного комплекса и других эпидермальных структур сем. *Celastraceae*, Den Hartog и Baas (1978), помимо анизоцитного, аномоцитного, парацитного и энциклоцитного стоматотипов, отмечаемых ранее в сем. *Celastraceae* (Van Cotthem, 1971), обнаружили новый тип расположения побочных клеток, который они назвали латероцитным.

Латероцитный устьичный аппарат, в определении авторов, — устьице с тремя или более побочными клетками, расположенными по латеральным сторонам замыкающих клеток; антиклинальные стенки отделяют побочные клетки, радиально расходящиеся от замыкающих клеток (см. рисунок, *11*; табл. I, *2*; табл. III, *1*).

Таким образом, классификационная таблица морфологических типов устьичного аппарата сейчас включает, по нашему мнению, 13 типов (остальные типы, упомянутые здесь, являются подтипами этих типов): 4 классических типа Metcalfe и Chalk — аномоцитный, анизоцитный, парацитный и диацитный; актиноцитный, предложенный также Metcalfe и Chalk; энциклоцитный тип Штромберг, известный также как циклоцитный тип Stace; тетрацитный тип Metcalfe; 5 типов Van Cotthem — перицитный, десмоцитный, полоцитный, ставроцитный и гемипарацитный; латероцитный тип Den Hartog и Baas. Помимо этих типов, многие авторы отмечают промежуточные типы устьиц (табл. I, *3*). Информация о них содержится в работах Van Cotthem (1970b) и Wilkinson (1979). Как пример таких устьиц Wilkinson приводит анизоцитные, ставроцитные и тетрацитные устьица, которые одновременно могут быть энциклоцитными. В таких случаях она предлагает называть устьица ставро-энциклоцитными, тетра-энциклоцитными и т. д.

Необходимо упомянуть новую морфологическую классификацию устьичных комплексов, предложенную J. Patel (1979). Автор считает, что «в ряде случаев существующие термины или не объясняют истинной морфологии устьичного комплекса или являются сомнительными» (Patel, 1979 : 228) [8] и использует это как аргумент в пользу новой классификации и предлагаемых им новых терминов. Он выделяет 44 типа устьиц, основанные на числе, размере, положении и форме побочных клеток. Эти типы сгруппированы в шесть крупных категорий в зависимости от числа кругов побочных клеток: а-, моно-, гемиби-, би-, поли- и спироциклические устьица. Однако предлагаемые Patel термины,

---

[8] В качестве одного из примеров таких терминов Patel приводит термин «моноперигенный» (Fryns-Claessens, Van Cotthem, 1973), который не указывает точно, является ли побочная клетка перицитной, десмоцитной и т. д. Но перицитные и десмоцитные устьица могут быть только мезогенными и поэтому не могут относиться к моноперигенному типу, так что этот пример выбран неудачно. Очевидно (и это видно на схематическом изображении, приводимом авторами «моноперигенного» типа — Fryns-Claessens, Van Cotthem, 1973 : 83), имеются в виду гемипарацитные устьица.

определяющие устьичный комплекс, состоят из нескольких частей, громоздки (например, пара-тви-ациклические [9] для парацитных устьиц) и поэтому неудобны для употребления. Неоднократно высказывалась мысль (Баранова, 1975; Wilkinson, 1979; Rasmussen, 1981), что при изменении общепринятых терминов надо проявлять крайнюю осторожность и делать это только в самых необходимых случаях.

ЛИТЕРАТУРА

Баранова М. А. Классификация онтогенетических типов устьиц (к выходу в свет публикации Фринс-Классенса и Ван Коттема). — Бот. журн., 1975, т. 60, № 2, с. 280—297. — *Голышева М. Д.* О парацитном устьичном типе в листьях покрытосеменных. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1974, т. 79, вып. 4, с. 94—104. — *Штромберг А. Я.* К вопросу о классификации устьичных типов в листьях двудольных растений. — В кн.: Тр. Тбилис. н.-и. хим.-фарм. инст., 1956, кн. VIII, с. 51—67. — *Baas P.* Anatomical contributions to plant taxonomy. II. The affinities of Hua Pierre and Afrostyrax Perkins et Gilg. — Blumea, 1972, vol. 20, N 1, p. 161—192. — *Baas P.* Stomatal types in *Icacinaceae*. Additional observations on genera outside Malesia. — Acta Bot. Neerl., 1974, vol. 23, N 3, p. 193—200. — *Baas P.* Vegetative anatomy and the affinities of *Aquifoliaceae*, *Sphenostemon*, *Phelline* and *Oncotheca*. — Blumea, 1975, vol. 22, N 3, p. 312—407. — *Baas P., Kool R.* Comparative leaf anatomy of *Heisteria* (*Olacaceae*). — Blumea, 1983, vol. 28, N 2, p. 367—388. — *Bailey I. W., Nast C. G.* Morphology and relationships of *Trochodendron* and *Tetracentron*. I. Stem, root and leaf. — J. Arnold Arbor., 1945, vol. 26, N 2, p. 143—154. — *Bailey I. W., Nast C. G.* Morphology and relationships of *Illicium*, *Schisandra* and *Kadsura*. I. Stem and leaf. — J. Arnold Arbor., 1948, vol. 29, N 1, p. 77—89. — *Baranova M.* Systematic anatomy of the leaf epidermis in the *Magnoliaceae* and some related families. — Taxon, 1972, vol. 21, N 4, p. 447—469. — *Bondeson W.* Entwicklungsgeschichte und Bau der Spaltöffnungen bei den Gattungen *Trochodendron* Sieb. et Zucc., *Tetracentron* Oliv. und *Drimys* J. R. et G. Forst. — Acta Horti Berg., 1952, Bd 16, N 5, S. 169—217. — *Den Hartog R. M., Baas P.* Epidermal characters of the *Celastraceae* sensu lato. — Acta Bot. Neerl., 1978, vol. 27, N 5/6, p. 355—388. — *Dilcher D. L.* Approaches to the identification of angiosperm leaf remains. — Bot. Rev., 1974, vol. 40, N 1, p. 1—157. — *Farooqui P.* Ontogeny of the anomocytic stoma — variations and modifications. — Proc. Ind. Acad. Sci. (Plant Sci.), 1981, vol. 90, N 3, p. 245—252. — *Florin R.* Untersuchungen zur Stammesgeschichte der *Coniferales* und *Cordaitales*. — Köngl. Sv. Vet.-Akad. Handl., ser. 3, 1931, Bd 10, N 1. 588 S. — *Florin R.* Studien über die *Cycadales* des *Mesozoikums*. . . Erörterungen über die Spaltöffnungsapparate der *Bennettitales*. — Köngl. Sv. Vet.-Akad. Handl., 1933, Bd 12, N 5, S. 1—134. — *Fryns-Claessens E., Van Cotthem W.* A new classification of the ontogenetic types of stomata. — Bot. Rev., 1973, vol. 39, N 1, p. 71—138. — *Hildebrand F.* Ueber die Entwickelung der Farnfraut. — Spaltöffnungen. — Bot. Ztg., 1866, Bd 24, S. 245—251. — *Inamdar J. A.* Epidermal structure and stomatal ontogeny in some *Polygonales* and *Centrospermae*. — An. Bot., 1969, vol. 33, N 131, p. 541—552. — *Inamdar J. A.* Epidermal structure and development of stomata in some *Polygonaceae*. — Proc. Ind. Acad. Sci., 1970, vol. 72, N 2, Sec. B., p. 91—98. — *Jalan S.* The ontogeny of stomata in *Schisandra grandiflora* Hook. f. and Thoms. — Phytomorphology, 1962, vol. 12, N 3, p. 239—242.—*Jansen W. T., Baas P.* Comparative leaf anatomy of *Kokoona* and *Lophopetalum* (*Celastraceae*). — Blumea, 1973, vol. 21, N 1, p 153—178. — *Metcalfe C. R.* The anatomical approach to systematics. General introduction with special reference to recent work on monocotyledons. — Rec. Adv. Bot., Toronto: Univ. Press., 1961, p. 146—150. — *Metcalfe C. R., Chalk L.* Anatomy of the dicotyledons, 2 vols. London: Oxford Univ. Press, 1950. 1500 p. — *Oudemans M.* Sur l'origine des stomates de quelques espéces d'*Aneimia*. — Bul. Congr. Int. Bot. Hort., Amsterdam, 1866, p. 85—92. — *Paliwal G. S.* The development of stomata in *Linum usitatissimum* L. — Cur. Sci., 1961, vol. 30, N 7, p. 269—271. — *Paliwal G. S.* Structure and ontogeny of stomata in some *Caryophyllaceae*. — Phytomorphology, 1966, vol. 16, p. 533—539. — *Paliwal G. S.* Ontogeny of stomata in some *Cruciferae*. — Canad. J. Bot., 1967, vol. 45, p. 495—500. — *Pant D. D.* On the ontogeny of stomata and other homologous structures. — Plant Sci. Ser., 1965, N 1, p. 1—24. — *Pant D. D., Banerji R.* Structure and ontogeny of stomata in some *Piperaceae*. — J. Lin. Soc. Bot. (Lond.), 1965, vol. 59, N 378, p. 223—228. — *Pant D. D., Kidwai P.* On the diversity in the development and organization of stomata in *Phyla nodiflora* Michx. — Cur. Sci., 1964, vol. 33, N 21, p. 653—654. — *Pant D. D., Mehra B.* Development of caryophyllaceous stomata in *Asteracantha longifolia* Nees. — Ann. Bot. (N. S.), 1963, vol. 27, N 108, p. 647—657. — *Pant D. D., Mehra B.* Ontogeny of stomata in some *Ranunculaceae*. — Flora, 1964, Bd 155, S. 179—188. — *Pant D. D., Verma B. K.* Development of stomata in leaves of *Notonia grandiflora*. — J. Ind. Bot. Soc., 1963, vol. 42, N 3, p. 384—391. — *Patel J. D.* How should we interpret and distinguish subsidiary cells? — Bot. J. Lin. Soc., 1978, vol. 77, N 1, p. 65—72. — *Patel J. D.* A new morphological classification of stomatal complexes. — Phytomorphology, 1979, vol. 29, N 3, 4, p. 218—229. — *Patel R. C., Inamdar J. A.* Structure and ontogeny of stomata in some *Polemoniales*. — An. Bot., 1971, vol. 35, N 140, p. 389—409. — *Payne W. W.* Helicocytic and allelocytic stomata: unrecognized patterns in the *Dicotyledons*. — Amer. J. Bot., 1970, vol. 57, N 2, p. 140—147. — *Porsch O.* Der Spaltöffnungs-

---

[9] «Пара» означает форму и положение побочных клеток, «тви» — общее число побочных клеток в устьичном комплексе, «ациклический» означает, что побочные клетки не образуют полного кольца вокруг устьица.

apparat im Lichte der Phylogenie. Jena: G. Fischer, 1905. 196 S. — *Prantl K.* Untersuchungen zur Morphologie der Gefässkryptogamen. II. Die Schizaeaceen, Leipzig: W. Engelmann. 1881. — *Rao H. S.* Cuticular studies of *Magnoliales.* — Proc. Ind. Acad. Sci. (Biol.), 1939, vol. 9, p. 99—116. — *Rasmussen H.* Terminology and classification of stomata and stomatal development — a critical survey. — Bot. J. Lin. Soc., 1981, vol. 83, N 3, p. 199—212. — *Rauter J.* Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen von *Aneimia* und *Nipholobus.* — Mitt. Naturwiss. Verein Steiermark, 1870, Bd II, Hf 11, S. 188—203. — *Rohweder O., Schlumpf R., Krattinger K.* Anmerkungen zum diacytischen Spaltöffnungstyp und zur taxonomischen Bedeutung der Spaltöffnungen im allgemeinen. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 1971, Bd 84, N 5, S. 275—285. — *Solereder H.* Systematic anatomy of the dicotyledons. London: Oxford Univ. Press, 1908, vol. 2, p. 645—1182. — *Stace C. A.* Cuticular studies as an aid to plant taxonomy. — Bul. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Bot., 1965, vol. 4, N 1, p. 1—78. — *Stevens R. A., Martin E. S.* A new ontogenetic classification of stomatal types. — Bot. J. Lin. Soc., 1978, vol. 77, N 1, p. 53—64. — *Strasburger E.* Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen. — Jahrb. Wiss. Bot., 1866—1867, 5, S. 297—342. — *Tognini P.* Contribuzione allo studio della organogenie comparata degli stomi. — At. Inst. Bot. Univ. Pavia, 1897, vol. 4, 1—42. — *Tomlinson P. B.* Anatomy of the monocotyledons. III. *Commelinales—Zingiberales.* Oxford: Clarendon Press, 1969. 446 p. — *Tomlinson P. B.* Development of the stomatal complex as a taxonomic character in the monocotyledons. — Taxon, 1974, vol. 23, N 1, p. 109—128. — *Van Cotthem W.* Comparative morphological study of the stomata in the *Filicopsida.* — Bul. Jard. Bot. Nat. Belg. (Bul. Nat. Plantentium Belg.), 1970a, vol. 40, N 2, p. 81—239. — *Van Cotthem W. R. J.* A classification of stomatal types. — Bot. J. Lin. Soc., 1970b, vol. 63, N 3, p. 235—246. — *Van Cotthem W. R. J.* Vergleichende morphologische Studien über Stomata und eine neue Klassifikation ihrer Typen. — Ber. Dtsch. Bot. Ges., 1971, Bd 84, N 3/4, S. 141—168. — *Van Staveren M. G. C., Baas P.* Epidermal leaf characters of the Malesian *Icacinaceae.* — Acta Bot. Neerl., 1973, vol. 22, N 4, p. 329—359. — *Van Vliet G. J. C., Baas P.* Comparative anatomy of the *Crypteroniaceae* sensu lato. — Blumea, 1975, vol. 22, N 2, p. 175—195. — *Van Welzen P. C., Baas P.* A leaf anatomical contribution to the classification of the *Linaceae* complex. — Blumea, 1984, vol. 29, N 2, p. 453—479. — *Vesque J.* De l'emploi des caractéres anatomiques dans la classification des végétaux. — Bul. Soc. Bot. Fr., Ser. 2, 1889, vol. 36, p. 41—77. — *Wilkinson H. P.* The plant surface (mainly leaf). — In: Anatomy of the dicotyledons / Ed. by C. R. Metcalfe, L. Chalk. Second ed., vol. 1. Oxford: Clarendon Press, 1979, p. 97—165.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 28 VI 1985.

SUMMARY

Different systems of classification of stomatal types are considered and some stomatographical terms are discussed. Critical review of the existing morphological types of stomatal apparatus is given.

УДК (005) : 581.9

В. И. Василевич

О МЕТОДАХ КЛАССИФИКАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

V. I. VASILEVICH. ON THE METHODS IN CLASSIFICATION OF VEGETATION

Рассматриваются достоинства и недостатки двух широко распространенных подходов к классификации растительности: флористического подхода западно-европейских геоботаников и доминантного подхода советских геоботаников. Предлагается использовать для классификации растительности любые признаки, деление по которым даст единицы, отличающиеся возможно большим числом других признаков.

История советской геоботаники полна острыми и непримиримыми дискуссиями о принципах, которые должны быть положены в основу классификации растительности. По-видимому, нет необходимости разбирать все высказанные когда-либо точки зрения, так как они достаточно хорошо известны всем и подробно излагаются в сводках по общей геоботанике. Хороший их обзор дала В. Д. Александрова (1969).

До недавнего времени в советской геоботанике преобладал подход, который обычно связывают с именами В. Н. Сукачева и А. П. Шенникова, и который Б. М. Миркин и Г. С. Розенберг (1978), по-моему, неправильно относят к физиономической традиции, по R. H. Whittaker (1962). Физиономические классификации строятся на основе форм роста растений (деревья, кустарники, травы) и пригодны лишь для выделения очень крупных единиц растительности. Но и для их выделения у нас обычно принято использовать экобиоморфы, т. е. группы растений, характеризующиеся не только особенностями роста, но и определенной экологией.

Подход к классификации растительности, преобладающий в советской геоботанике, скорее следует называть доминантным, так как доминирующим видам уделяется основное внимание на всех этапах, при выделении единиц всех рангов. Типы растительности выделяются по преобладающей экобиоморфе, т. е. по экобиоморфе доминантов, формация — по доминирующему виду в главном ярусе, ассоциация объединяет сообщества с одинаковым набором доминантов во всех ярусах (Лавренко, 1982).

Нужно сказать, что сам Сукачев не был ортодоксальным приверженцем доминантного подхода. В своей работе о типах леса Бузулукского бора (Сукачев, 1931) он использовал критерии фитотопологической и флористической классификаций, выделяя такую ассоциацию, как Pinetum cladinosum transvolgense по дифференциальным видам, а асс. P. declivo-pleuroziosum и P. depresso-pleuroziosum — по положению в рельефе.

В работе о сосняках Кокчетавской возвышенности он выделял каменистые боры низкогорий и каменистые боры вершин хребтов (Сукачев, 1948).

Неоднократно нарушал доминантный принцип и Шенников (1938), выделяя такие подтипы луговой растительности, как настоящие, остепненные, пустошные, торфянистые и болотистые луга, и такие формации, как сложное высокотравье, субальпийские злаково-разнотравные луга, смешанные мелкоосоковые луга и т. д.

В качестве альтернативы доминантному принципу классификации Миркин (Миркин, 1978, 1981; Миркин, Шеляг-Сосонко, 1980) выдвигает методику клас-

сификации растительности по Браун-Бланке, которая, по его мнению, способна разрешить все основные трудности. Но многие ассоциации западные ученые выделяют в действительности по доминирующим видам. Например, в союзе Magnocaricion или в порядке Magnocaricetalia выделяется не менее 12 ассоциаций, в каждой из которых доминирует один определенный вид осоки: Caricetum rostratae, Caricetum paniculatae, Caricetum gracilis, Caricetum caespitosae. В большинстве этих ассоциаций единственным характерным видом является сам доминант (Kraska, 1979; Denisiuk, 1980). D. Blažková (1971) отмечает, что флористические различия между этими ассоциациями невелики. Они меньше, чем различия между разными фитоценозами одной ассоциации. Но она считает, что эти доминирующие виды определяют характер сообществ, являются их эдификаторами. *Carex acuta* (*C. gracilis*) устойчив к колебаниям уровня грунтовых вод, а его спутники при этом сильно меняются. Они лабильны и не могут иметь большой диагностической ценности.

Интересно отметить, что при классификации лугов Украинского Полесья, которую авторы (Сипайлова и др., 1982) стремились провести по принципам школы Браун-Бланке, формация Cariceta gracilis распределена по трем ассоциациям и четырем субассоциациям (в таблице приведено даже 4 ассоциации и 6 субассоциаций). Соответствие с западно-европейской классификацией здесь не достигнуто, и я думаю, что тут виноваты не региональные различия. Признание в качестве руководящей идеи методики Браун-Бланке еще не гарантирует однозначных результатов.

A. W. Sokołowski (1968, 1979) выделяет в Польше асс. Calamagrosti arundinaceae—Piceetum и асс. Calamagrostio arundinaceae—Pinetum. В первой в травяно-кустарничковом ярусе доминируют *Vaccinium myrtillus* и *Calamagrostis arundinacea*, во второй — один вейник. Но характерные виды в этих ассоциациях разные. Первая ассоциация чисто бореальная, а вторая содержит ряд ксеротермных реликтовых видов суббореального возраста.

В классе плавающей водной растительности — Lemnetea — R. Tüxen (1974) выделяет ассоциации Lemnetum gibbae, Lemnetum trisulcae, Spirodeletum polyrrhizae, Ricciocarpetum natantis, Ricciocarpetum fluitantis. В этих ассоциациях доминант является не только единственным характерным видом, но нередко и единственным видом сообщества.

E. Balátová-Tuláčková (1979) среди сообществ с доминированием *Filipendula ulmaria* выделяет 6 ассоциаций, которые различаются прежде всего видами-субдоминантами: *Epilobium hirsutum*, *Geranium palustre*, *Lysimachia vulgaris*, *Valeriana officinalis*, *Chaerophyllum hirsutum*, *Cirsium heterophyllum*.

Даже среди рудеральной растительности, которая, казалось бы, должна отличаться очень большим и беспорядочным варьированием соотношений между видами, можно без труда найти ассоциации с вполне определенным ядром доминирующих видов. Так, например, в широко распространенной ассоциации вытаптываемых участков — Lolio-Plantaginetum Reger 1930, по данным J. B. Faliński (1966), в Беловежской пуще доминируют *Plantago major*, *Poa annua* и *Polygonum aviculare*. Эти виды во всех сообществах данной ассоциации создают основу травостоя.

V. Westhoff (1967) пишет, что структура растительности в последнее время все больше учитывается при классификации. Так, например, заболоченные леса (Alnetum glutinosae) отделяются от высокотравных сообществ (Valeriano-Filipenduletum и Filipendulo-Geranietum), несмотря на сходство флористического состава. Единицы классификации растительности выше классов обычно выделяются по иным, нефлористическим принципам (Hadač, 1967; Westhoff, 1967; Beard, 1973). Но не следует считать, что между доминантным и флористическим подходами нет никаких существенных различий, что переход от одной классификации к другой может быть осуществлен сравнительно легко. Иногда высказывается точка зрения, что формация стенотопного вида соответствует ассоциации флористической классификации, а формация эвритопного вида — нескольким таким ассоциациям (Сипайлова и др., 1982). Это положение не всегда верно, так как далеко не все доминанты используются в школе Браун-Бланке для выделения ассоциаций. Виды с широкой экологической амплитудой нередко совсем не используются при классификации и рассматри-

ваются лишь как сопровождающие в ряде ассоциаций, и не для каждого стенотопного доминанта выделяется особая ассоциация.

Западно-европейские геоботаники значительно шире, чем советские, учитывают экологическую и фитоценотическую замещаемость видов. Во многих ассоциациях, субассоциациях и даже вариантах имеется несколько обильных видов, а в каждом сообществе преобладает какой-то один из них. Этому варьированию не придается синтаксономического значения, если сменяющие друг друга доминирующие виды близки экологически, а сообщества с преобладанием каждого из них не имеют никаких существенных различий в флористическом составе. Интересно отметить, что А. А. Ниценко (1971), считавший растительную ассоциацию первичной, далее неделимой единицей, внутри которой сообщества должны обладать сходством по очень большому числу признаков, допускал, что в одной ассоциации могут доминировать разные, но экологически близкие виды.

Учет фитоценотической замещаемости видов приводит к значительному сокращению числа ассоциаций, придает им гораздо бо́льшую экологическую определенность, позволяет найти группы характерных и дифференциальных видов. При последовательном использовании доминантного подхода число растительных ассоциаций (комбинаций отдельных видов) оказывается непомерно большим. Даже в монографиях, посвященных отдельным формациям, не удается дать им сколько-нибудь детальной характеристики.

Иногда вид, довольно постоянный в данной ассоциации, но встречающийся обычно в небольшом обилии, становится доминантом в отдельных фитоценозах. Западно-европейские геоботаники выделяют в таком случае только самую низшую синтаксономическую единицу — фацию, которой не придают большого значения.

По-видимому, фитоценотическая замещаемость видов и образование фаций — явления несколько различной природы. При фитоценотической замещаемости преобладание того или иного экологически близкого вида определяется в основном случайными обстоятельствами. Образование фаций происходит в иных условиях. Обычно вид в данной ассоциации не достигает высокого обилия, так как на него действует ряд ограничивающих факторов, как экологических, так и фитоценотических. И только в очень редких случаях, когда действие всех этих ограничений снимается, вид достигает высокого обилия. В связи с этим мне кажется неправильным все сообщества ассоциации делить на фации по преобладанию определенного вида, как это делает Я. П. Дидух (1983).

Рассмотрим несколько примеров фаций в понимании западно-европейских геоботаников. В хвойных и мелколиственных лесах на почвах со средней степенью увлажнения довольно постоянным видом является *Lycopodium annotinum*. Но обычно покрытие его невелико, как правило, не превышает 5—10 %. За 8 лет полевых работ на территории Северо-Запада европейской части СССР мы 2 раза встретили березняки с доминированием в травяно-кустарничковом ярусе *Lycopodium annotinum*. Его покрытие достигало 60—80 %, а площади, занятые этими сообществами, составляли 600—700 м². Вряд ли целесообразно рассматривать эти сообщества как особую ассоциацию или субассоциацию, так как этот вид ничем существенно не отличается по экологии от остальных видов еловой черничной свиты, в понимании Ниценко (1969), а условия, благоприятствующие его интенсивному размножению, встречаются чрезвычайно редко.

На востоке Ленинградской обл., в районе Пашозера, мы встретили сообщество сероольшатника с доминированием в травяном ярусе *Campanula latifolia*. Ниценко (1972) рассматривает такие сообщества как особую ассоциацию, но, по-видимому, это не более чем фация среди ассоциации снытевых сероольшатников, которым свойственны высокое обилие и постоянство многих неморальных видов, в том числе и *Campanula latifolia*. Т. В. Былеева (1966) для района Московской Мещеры приводит ассоциацию ельника осоково-зеленомошного с *Carex digitata*. Это также скорее всего только фация, так как *C. digitata* широко распространен в различных типах еловых, сосновых, смешанных и лиственных лесов, но доминирует очень редко.

Шаблонное применение флористических критериев классификации (методики Браун-Бланке) не дает хороших результатов. Использование для выделения растительных ассоциаций и других синтаксономических единиц групп характерных и дифференциальных видов оправдано только в том случае, когда эти группы видов имеют достаточно высокое обилие или составляют значительную часть общего флористического состава. Если внимательно проанализировать фитоценотические таблицы, публикуемые западно-европейскими геоботаниками, то нетрудно убедиться, что для многих ассоциаций приводятся всего 2—3 характерных вида, да и те обычно имеют невысокое постоянство. Нередки геоботанические описания, в которых нет ни одного характерного вида ассоциации. Каким же образом определяется принадлежность таких описаний к данной ассоциации? Очевидно, это делается не по флористическим критериям. W. и J. Matuszkiewicz (1973) в обзоре сосновых лесов Польши пишут, что отдельные географически замещающие ассоциации довольно постепенно переходят одна в другую и в связи с этим можно определить принадлежность к какой-то из них не отдельного геоботанического описания, а лишь локальной таблицы описаний в целом.

Я думаю, что было бы неправильным считать, что западно-европейские геоботаники используют для классификации растительности только флористические критерии. Доминирование видов, структура сообществ играют при этом не менее важную роль, а группы характерных и дифференциальных видов используются для подтверждения ранга выделяемых единиц.

Классификация по доминирующим видам не имеет каких-либо теоретических ограничений, даже исходя из флористических принципов классификации. Известно, что многие виды имеют колоколообразную форму кривой распределения обилия по градиентам факторов среды. Ясно, что вид обилен в гораздо более узкой амплитуде условий среды, чем его полная экологическая амплитуда. Многие доминанты достаточно стенотопны для того, чтобы служить основанием для выделения синтаксономических единиц. В то же время среди видов, никогда не достигающих высокого обилия, встречаются как стенотопы, так и эвритопы. Вид с высоким обилием имеет в общем бóльшую диагностическую ценность, так как обилие отражает роль вида в строении сообщества. Ассоциация, в основе выделения которой лежат виды с высоким обилием, легко распознается в поле. Если ассоциация выделена по двум-трем видам с низким постоянством, то она неудобна для картирования и с трудом выявляется при обработке геоботанических описаний.

Использование всего флористического состава для выделения и характеристики растительных ассоциаций имеет одно несомненное преимущество: возможность устанавливать однородность условий местообитания. Пока флористический состав остается неизменным, мы можем считать условия среды одинаковыми для растительности. Правда, убедиться в том, что флористический состав остался неизменным, не очень просто. Жизненность растений, и в частности бонитет древостоя, также может использоваться для оценки однородности условий среды. Прямые измерения факторов среды гораздо более трудоемки, и чаще всего с их помощью оцениваются лишь косвенно действующие факторы.

Формальность и искусственность некоторых классификаций растительности определяются тем, что в них используется какой-то один критерий для выделения всех синтаксонов определенного ранга (Василевич, 1975). Еще с 30-х годов в советской геоботанике принято выделять типы растительности по господствующей экобиоморфе, понимаемой, разумеется, для этих целей весьма широко. Некоторые из таких типов оказались очень удачными и нашли признание среди геоботаников. Это относится, например, к степному типу растительности, который Е. М. Лавренко (1940) определил как сообщества с преобладанием травянистых ксерофильных многолетних растений, преимущественно дерновинных злаков. Позднее он (Лавренко, 1956) добавил еще один признак — микротермность слагающих степь растений. Шенников (1938) рассматривал луговой тип растительности как ассоциации травянистых многолетних мезофитов. Хотя такое понимание лугового типа растительности признают большинство геоботаников, в отношении объема этого типа существуют серьезные разногласия. Менее удачно провел деление растительности болот Ю. Д. Цинзерлинг (1938).

Некоторые типы растительности он выделял довольно формально, в частности печеночниковый и микрофитный (водорослевый). Позднее М. С. Боч (1974) от них отказалась.

Не все типы растительности можно выделить по господствующей экобиоморфе, хотя по отношению ко многим типам растительности этот принцип себя оправдал. Если понимать тундры как единый тип растительности, то для него невозможно указать одну господствующую экобиоморфу. В разных тундровых ассоциациях могут доминировать кустарники, кустарнички, травы, мхи или лишайники (Александрова, 1979).

Существенным признаком каждого типа растительности должно быть также своеобразие флоры. Каждый тип растительности должен иметь большую группу видов, прежде всего господствующих, доминирующих, которые имеют фитоценотический оптимум в этом типе, или же их экологические амплитуды и географические ареалы целиком находятся в этом типе. Характерными для типа растительности могут быть целые роды и семейства.

Очень важным обстоятельством при классификации любых биологических объектов является то, что в биологических классификациях нет необходимых и достаточных признаков, т. е. признаков, встречающихся у всех объектов данного класса и не встречающихся у всех объектов всех других классов. Это обстоятельство давно понято в систематике растений и животных. Признаки, которые характеризуют тот или иной синтаксон, связаны между собой лишь коррелятивно, поэтому, совпадая у большого числа объектов определенного класса, они в значительном числе случаев встречаются и по отдельности. Это затрудняет проведение классификации сразу по совокупности признаков.

Одним из слабых звеньев нашей классификации растительности является формация, определяемая как совокупность растительных ассоциаций с одним и тем же доминирующим видом в главном ярусе. Такое понимание формации подвергалось справедливой критике. Менять сам термин большого смысла не имеет. Советские геоботаники привыкли к формации как классификационной единице среднего ранга. Но следует отказаться от принципа «один доминирующий вид—одна формация». Далеко не во всех случаях определенные таким образом формации оказываются естественными синтаксонами (Василевич, 1983).

Еловые леса с древостоями из *Picea abies* и *P. obovata* занимают на территории СССР громадную площадь. Относительно изолированы географически карпатские ельники из *P. abies*, а на территории от западных границ СССР до Дальнего Востока ельники имеют непрерывный ареал. На большей части европейской территории в древостоях преобладают промежуточные формы, которые иногда рассматривают как особый вид ×*P. fennica* (Regel) Kom. Нужно ли выделять в особую формацию географически изолированные карпатские ельники, рассматривая их как часть особой формации ельников гор Центральной Европы, проводить ли границу формаций *P. abies* и *P. obovata* где-то в зоне перехода между ними? Эти вопросы требуют решения с привлечением информации о наборе ассоциаций, флористическом составе и связей с местообитаниями ельников в разных частях их ареала.

Betula pendula и *B. pubescens* достаточно хорошо различаются по экологии. В заболоченных лесах господствует *B. pubescens*, а *B. pendula* доминирует в лесах по гривам в поймах рек и на хорошо дренированных местообитаниях в южной части лесной зоны. Но имеется очень много березняков, где в древесном ярусе преобладают промежуточные формы между этими видами или смесь этих видов. Опять же возникает вопрос, стоит ли выделять две формации по этим видам берез, если мы не сможем провести между ними сколько-нибудь четкой границы по преобладанию того или другого вида?

Особенно неудобными оказываются формации при классификации лугов. Во многих луговых сообществах нет четко выраженных доминантов, нередко 5—6 видов имеют примерно равное обилие, и в связи с тем, что эти виды близки по экологии и обладают лишь весьма слабыми эдификаторными свойствами, на фоне примерно постоянного флористического состава происходит весьма существенное варьирование соотношения обилия основных видов. Формации, определяемые по одному доминирующему виду, — мало удачная основа для

классификации луговой растительности. На это уже обращали внимание советские луговеды.

Фитоценотическая замещаемость видов, по-видимому, особенно сильно проявляется в средних условиях местообитания, позволяющих большому числу видов достигать высокого обилия. Растительные сообщества в этих условиях имеют наиболее высокое видовое разнообразие, что и определяет их полидоминантность и сильное варьирование соотношений видов. В последнее время было показано, что максимум видового разнообразия наблюдается там, где достаточно влаги для поддержания сомкнутого покрова небольшой высоты и где почвы бедны K и Ca (Huston, 1979; Bond, 1983; Tilman, 1983).

Растительные ассоциации в крайних условиях среды обычно монодоминантны, содержат небольшое число видов, и их флористический состав варьирует гораздо меньше. Такие ассоциации выделять гораздо проще. Для этого можно использовать доминирующие виды, оценивая их как эдификаторы или как характерные виды.

Необходимо считаться с тем, что растительные ассоциации, выделенные в крайних и средних условиях среды, окажутся не вполне равноценными друг другу. Варьирование в пределах растительных ассоциаций средних условий среды будет гораздо выше, и они будут связаны большим количеством переходов с ассоциациями в более крайних условиях среды, вне зависимости от того, какие критерии использованы для их выделения. Асс. Arrhenatheretum elatioris — сложный комплекс сообществ, включающий большое количество субассоциаций и вариантов, а асс. Lemnetum trisulcae весьма однородна.

Различия в доминантной и флористической классификации ярче всего и проявляются в средних условиях среды. Сторонники чисто флористической классификации выделяют в таких условиях крупные растительные ассоциации, а сторонники доминантного подхода — большое число мелких для каждой комбинации обильных видов. В крайних условиях среды возможные варианты деления гораздо более ограниченны, и здесь использование обоих подходов нередко дает очень близкие результаты.

Советские геоботаники — сторонники классификации растительности по Браун-Бланке — одним из важных достоинств этой методики считают то, что она дает гораздо меньшее число синтаксонов любого ранга. Но сокращение числа синтаксонов, их укрупнение, должно иметь разумные пределы. Оптимальная по детальности классификация должна давать возможность строить из синтаксонов основного уровня (растительных ассоциаций) обоснованные экологические и динамические ряды, вскрывать географические закономерности. В слишком дробной классификации мелкие единицы часто не будут иметь экологическую, динамическую и географическую специфику. По таким мелким единицам очень трудно устанавливать какие-либо связи растительности со средой. Но и слишком крупные единицы неудобны тем, что они очень разнородны внутри себя, имеют очень мало общих признаков. Ряды, построенные из таких единиц, слишком грубы и не могут отразить более тонкие зависимости. Я думаю, что трех растительных ассоциаций для болотной растительности Украинского Полесья (Андриенко, Шеляг-Сосонко, 1983) недостаточно, чтобы показать дифференциацию растительности этих болот. При таком подходе придется делать основной упор на более мелкие единицы — субассоциации и варианты.

Для классификации растительности могут быть использованы любые признаки как самого растительного сообщества, так и местообитания, причем все эти признаки могут быть совмещены в одной классификации. В каждом конкретном случае следует выбирать те признаки, по которым можно провести наиболее четкую дифференциацию растительных сообществ, выделить наиболее естественные синтаксоны. Проводить классификацию, используя одновременно большое число признаков (классифицировать по совокупности признаков), невозможно, так как признаки растительных сообществ связаны между собой лишь коррелятивной зависимостью. Но, выбирая признаки, наиболее тесно связанные с остальными, мы можем получить единицы классификации, отличающиеся друг от друга по большому числу признаков, т. е. естественные единицы. Нет принципиальных ограничений, что́ выбирать в качестве основа-

ния деления, но каждый раз мы должны проверять, насколько естественными получаются выделенные группы сообществ. Whittaker (1973) совершенно верно писал, что нет подхода к классификации растительности, обладающего исключительными достоинствами, каждый подход открывает новые интересные отношения и следует искать наиболее эффективный подход в каждом конкретном случае.

В одних случаях мы можем выделить ассоциации по доминирующим видам нижних ярусов (в лесах), если эти доминанты в какой-то мере определяют специфичность флористического состава и условий местообитания; в других — могут быть использованы группы характерных видов, если они имеют четкую экологическую и фитоценотическую характеристику. Кроме того, можно привлекать особенности вертикального и горизонтального строения растительных сообществ, жизненность преобладающих видов и т. п.

Так, например, Ниценко (1959) подразделил лишайниково-зеленомошные сосняки на мелкокрапчатые и пятнистые по размерам элементов мозаики. Первые являются коренными, и распределение в них пятнышек мхов и лишайников диаметром 0.2—0.5 м не связано с варьированием освещенности под пологом леса, а вторые — производные, где крупные пятна лишайников приурочены к осветленным местам, а пятна мхов — к группам подроста и подкроновым участкам. Тундроведы нередко выделяют мелкобугорковые и пятнистые тундры. Конечно, на зарастающих пятнах голого грунта, возникающих в результате морозного кипения, имеются свои характерные виды, но критерием деления опять-таки выступают особенности горизонтального строения. С. А. Грибова (1980) подразделяет ерниковые тундры на крупно- и мелкоерниковые по высоте яруса *Betula nana*. Можно ожидать, что у этих тундр имеется и ряд других особенностей, так как они занимают разное географическое положение. Сложные ельники и хвойно-широколиственные леса различаются тем, что в первых широколиственные породы находятся в подлеске, а во вторых — в первом ярусе древостоя.

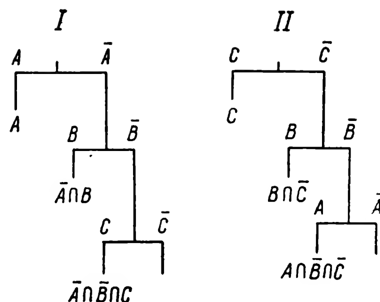
Допустимо использовать в качестве критериев деления и особенности местообитания, если они четко связаны с какими-то признаками растительных сообществ. Иногда выделяют скальные лишайниковые сосняки, противопоставляя их лишайниковым соснякам на песках. Скальные сосняки имеют определенные дифференциальные виды лишайников, но они встречаются далеко не в каждом геоботаническом описании, по ним неудобно различать такие ассоциации. В этом случае гораздо лучше использовать для деления легко определяемый признак среды, а дифференциальные виды послужат для подтверждения обоснованности и ранга выделяемых единиц.

Использование разных критериев деления в одной классификации не сделает ее эклектичной и нелогичной. Но это неизбежно приведет к большей логической сложности процедуры классификации. Поясним это на модельном примере, представленном на рисунке. В первом варианте деления вначале используют признак A, а затем оставшуюся часть совокупности делят на две части в зависимости от наличия или отсутствия признака B. Далее делят только ту часть совокупности, которая не обладает признаком B. Для этого используют признак C. Во втором варианте деление проводится аналогичным образом, но только меняется последовательность использования признаков: не A, B, C, а C, B, A. В обоих вариантах мы получаем три конечных класса, каждый из которых характеризуется наличием одного из трех признаков, но их диагнозы будут различны. Если в первом варианте класс, характеризующийся наличием признака A, может включать объекты, как имеющие признаки B и C, так и не имеющие их, то во втором случае, согласно схеме деления, он не может иметь их. Мы предполагаем, что признаки A, B и C не являются взаимоисключающими, что соответствует ситуации, с которой обычно приходится иметь дело геоботанику.

Названия классов, естественно, удобнее всего давать по тому признаку, наличие которого характеризует класс, но мы видим, что диагноз класса во многих случаях оказывается гораздо сложнее названия и включает ряд признаков, которые должны отсутствовать у данного класса. Усложнение названий приведет лишь к тому, что ими будет невозможно пользоваться. Мы предложили

Схема двух вариантов деления совокупности объектов с разной последовательностью использования признаков *A*, *B*, *C*.

Черта над буквой — отсутствие признака.



(Боч, Василевич, 1980) использовать в качестве компактного диагноза растительных ассоциаций логические формулы, не исключая при этом, конечно, и более подробного словесного диагноза.

В этих формулах сокращенные названия видов или групп видов соединяются логическими знаками ⋂ (и) ⋃ (или). Так, например, для асс. Rumex acetosa-Sphagnum warnstorfii, описанной с болот верховья р. Илыч в Коми АССР, мы даем формулу

[R. acet.]⋂(B. n.⋃Men.)⋂S. w.⋂[C. dian.].

Эта формула свидетельствует о том, что для данной ассоциации характерно наличие двух индикаторных групп видов: группы луговых видов — Rumex acetosa, отражающих ключевой характер питания этих болот, группы видов низинных болот — Carex diandra. Доминантами в травяно-кустарничковом ярусе являются *Menyanthes trifoliata* или *Betula nana*, а в моховом — *Sphagnum warnstorfii.*

Подводя итог всему вышесказанному, можно сформулировать следующие выводы.

1. Различия между практикой классификации растительности в странах Западной Европы и в нашей стране гораздо меньшие, чем следует из учебных руководств. Нигде геоботаники не придерживаются строго одного принципа выделения единиц растительности.

2. Растительное сообщество характеризуется не только его флористическим составом. С помощью одних флористических критериев невозможно построить естественную систему единиц растительности, т. е. такую систему, единицы которой будут отличаться друг от друга по максимально возможному числу признаков. Основная единица классификации растительности — растительная ассоциация — должна объединять растительные сообщества, имеющие достаточно высокую общность по биомассе составляющих ее видов, учитывая при этом и фитоценотическую замещаемость.

3. В качестве оснований деления на любом этапе можно использовать любые признаки растительных сообществ. Тот признак лучше, который скоррелирован с большим числом других.

4. Малое число выделяемых растительных ассоциаций само по себе еще не является достоинством классификации. Нужно стремиться к такой дробности деления, чтобы обеспечить обозримость классификации, с одной стороны, и в то же время иметь возможность отразить динамические, географические и экологические закономерности растительного покрова, с другой.

5. Необходимо от геоботанической «флористики» переходить к систематике растительных сообществ, т. е. от выделения региональных ассоциаций и других единиц — к их критическому сравнению, анализу и построению систем для рассматриваемых единиц на всем их ареале.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. Классификация растительности. Л.: Наука, 1969. 275 с. — *Александрова В. Д.* Проект классификации растительности Арктики. — Бот. журн., 1979, т. 64, № 12, с. 1715—1730. — *Андриенко Т. Л., Шеляг-Сосонко Ю. Р.* Флористическая и доминантная классификации болотной растительности Украинского Полесья. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 3, с. 361—369. — *Боч М. С.* О типе болотной растительности. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 8, с. 1093—1101. — *Боч М. С., Василевич В. И.* Болота верховьев рек Печоры и Илыча (Северное Предуралье). — В кн.: Болота европейского Севера СССР. Петрозаводск, 1980, с. 42—75. — *Былеева Т. В.* О еловых лесах Московской Мещеры. — Вестн. МГУ, сер. биол., 1966, № 6, с. 59—64. — *Василевич В. И.* Некоторые проблемы классификации фито-

ценотических объектов. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 5, с. 617—626. — *Василевич В. И.* О проекте многотомного издания «Растительность СССР». — Бот. журн., 1983, т. 68, № 3, с. 281—286. — *Грибова С. А.* Тундры. — В кн.: Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980, с. 29—69. — *Дидух Я. П.* Опыт классификации полукустарничковой и травянистой растительности Горного Крыма. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 11, с. 1456—1466. — *Лавренко Е. М.* Степи СССР. — В кн.: Растительность СССР. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940, с. 3—265. — *Лавренко Е. М.* Степи и сельскохозяйственные земли на месте степей. — В кн.: Растительный покров СССР. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956, с. 595—730. — *Лавренко Е. М.* Растительные сообщества и их классификация. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 5, с. 572—580. — *Миркин Б. М.* Метод классификации растительности по Браун-Бланке и современная отечественная фитоценология. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1978, т. 83, № 3, с. 77—88. — *Миркин Б. М.* Методологические вопросы классификации растительности. — Журн. общ. биол., 1981, т. 42, № 6, с. 822—833. — *Миркин Б. М.*, *Розенберг Г. С.* Фитоценология. Принципы и методы. М.: Наука, 1978. 211 с. — *Миркин Б. М.*, *Шеляг-Сосонко Ю. Р.* Об экологических классификациях растительности. — В кн.: Вопросы геоботаники и луговедения Башкирии. Уфа, 1980, с. 5—26. — *Ниценко А. А.* Очерки растительности Ленинградской области. Л.: Изд-во ЛГУ, 1959. 140 с. — *Ниценко А. А.* Об изучении экологической структуры растительного покрова. — Бот. журн., 1969, т. 54, № 7, с. 1002—1013. — *Ниценко А. А.* Растительная ассоциация и растительное сообщество как первичные объекты геоботанического исследования. Л.: Наука, 1971. 183 с. — *Ниценко А. А.* Типология мелколиственных лесов европейской части СССР. Л.: Изд-во ЛГУ, 1972. 138 с. — *Сипайлова Л. М.*, *Шеляг-Сосонко Ю. Р.*, *Соломаха В. А.* Флористична класифікація заплавних лук Українського Полісся. — Укр. бот. журн., 1982, т. 39, № 4, с. 20—25. — *Сукачев В. Н.* Типы леса Бузулукского бора. — Тр. и исслед. по лесн. хоз. и лесн. пром., 1931, № 13, с. 110—241. — *Сукачев В. Н.* Очерк лесной растительности заповедника «Боровое». — Тр. заповед. «Боровое», 1948, № 1, с. 14—47. — *Цинзерлинг Ю. Д.* Растительность болот. — В кн.: Растительность СССР. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938, с. 355—428. — *Шенников А. П.* Луговая растительность СССР. — В кн.: Растительность СССР. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938, с. 429—647. —*Balátová-Tuláčková E.* Synökologische Verhältnisse der *Filipendula ulmaria*-Gesellschaften NW—Böhmens. — Folia Geobot. Phytotax., 1979, vol. 14, N 3, S. 225—258. — *Beard I. S.* The physiognomic approach. — In: Handbook of vegetation science, part 5. Hague, 1973, p. 355—386. — *Bond W.* On alpha-diversity and the richness of the Cape flora: a study in southern Cape fynbos. — In: Mediterranean type ecosystems. Berlin, 1983, p. 337—356. — *Blažková D.* Zu den phytozöenologischen Problemen der Assoziation Caricetum gracilis Almquist 1929. — Folia Geobot. Phytotax., 1971, vol. 6, N 1, S. 43—80. — *Denisiuk Z.* Łąki turzycowe Wielkopolski. — Stud. Nat., ser. A, 1980, N 20. 140 S. — *Faliński J. B.* Antropogeniczna roślinność puszczy Białowieskiej jako wynik synantropizacji naturalnego kompleksu lesnego. Warszawa, 1966. 255 S. — *Hadač E.* On the highest units in the system of plant communities. — Folia Geobot. Phytotax., 1967, vol. 2, N 4, p. 429—432. — *Huston M.* A general hypothesis of species diversity. — Amer. Nat., 1979, vol. 113, N 1, p. 81—101. — *Kraska M.* Zbiorowiska szuwarowe ze związku Magnocaricion w Slowinskim Parku Narodowym. — Bad. Fiziogr. nad Pol. Zach., ser. B, 1979, vol. 31, S. 7—51. — *Matuszkiewicz W.*, *Matuszkiewicz J.* Przegląd fitosocjologiczny zbiorowisk leśnych Polski. II. Bory sosnowe. — Phytocoenosis, 1973, vol. 2, N 4, S. 273—356. — *Sokołowski A. W.* Sosnowo-świerkowy bór mieszany (Zespół Calamagrosti arundinaceae—Piceetum) w północno-wschodnej Polsce. — Pr. Inst. Bad. Lesn., 1968, N 350, S. 216—231. — *Sokołowski A. W.* Trzcinnikowo-sosnowy bór mieszany (Calamagrostio arundinaceae—Pinetum) w północno-wschodnej Polsce. — Fr. Flor. et Geobot., 1979, vol. 25, N 4, S. 485—492. — *Tilman D.* Some thoughts on resource competition and diversity in plant communities. — In: Mediterranean type ecosystems. Berlin, 1983, p. 322—336. — *Tüxen R.* Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. Lif. 1, Stuttgart: Cramer, 1974. 207 S. — *Westhoff V.* Problems and use of structure in the classification of vegetation. — Acta Bot. Neerland., 1967, vol. 15, N 3, p. 495—511. — *Whittaker R. H.* Classification of natural communities. — Bot. Rev., 1962, vol. 28, N 1, p. 1—239. — *Whittaker R. H.* Approaches to classifying vegetation. — In: Handbook of vegetation science, part 5. Hague, 1973, p. 323—354.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 14 III 1985.

SUMMARY

Advantages and shortcomings of two commonly accepted approaches to the classification of vegetation are considered: floristical approach of West-European geobotanists and dominant approach of Soviet geobotanists.

For the classification of vegetation, it is proposed to use every characters which when used for subdivision give units differing in possible maximum of other characters.

УДК (005) (23.073) (479)

Д. О. Бедошвили

ОПЫТ КЛАССИФИКАЦИИ АЛЬПИЙСКИХ ЛУГОВ КАВКАЗА С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ГРУПП СОПРЯЖЕННЫХ ВИДОВ (НА ПРИМЕРЕ РАЙОНА КАЗБЕГИ)

D. O. BEDOSHVILI. AN ATTEMPT OF CLASSIFICATION OF THE ALPINE MEADOW VEGETATION OF THE CAUCASUS USING THE GROUPS OF ASSOCIATED SPECIES (AS EXEMPLIFIED BY THE KAZBEGY REGION)

На основе 141 описания альпийских лугов района Казбеги (Центральный Кавказ) выделены 10 растительных ассоциаций. В ассоциации описания объединены на основе вычисления между ними евклидовых расстояний. Евклидово расстояние вычислено по индексам представленности групп сопряженных видов в описаниях. Это дало возможность снять значительную часть варьирования флористического состава, несущественную для классификации, и получить более определенные в экологическом отношении синтаксоны. Каждый из выделенных синтаксонов охарактеризован сочетанием групп видов, имеющих сходное распределение в пределах изученной совокупности.

Альпийские луга представляют собой один из наиболее трудных объектов геоботанической классификации из-за своей пестротности. Варьирование видового состава и структуры этих сообществ в значительной степени связано с резкими перепадами условий среды на довольно мелких участках поверхности. Сложное сплетение эдафических факторов, экспозиции и крутизны склона, микрорельефа, выхода на земную поверхность различных пород, увлажнения, обилия снега в зимний период, сроков его таяния, высоты над уровнем моря и других условий определяют пестротность альпийских фитоценозов. Следует отметить также влияние вытаптывания и стравливания на растительный покров в исследуемом районе. Альпийские сообщества оказались легкоуязвимыми в этом отношении. На крутых склонах быстрыми темпами развивается эрозия. На пологих участках продуктивные сообщества сменяются малопродуктивными, повсеместно разрастаются виды, стойкие к вытаптыванию, виды унавоженных мест, что повышает степень непрерывности растительности и еще более усложняет вопрос классификации этих сообществ.

Описание альпийских лугов Кавказа можно найти в работах И. Я. Акинфиева (1893, 1894), Н. М. Альбова (1896), Н. А. Буша (1898), Д. И. Сосновского (1915) и др. В 20—30-х гг. нашего века альпийские луга довольно подробно исследовали такие ученые, как Н. А. и Е. А. Буш (1931, 1936а, б), А. А. Гроссгейм (Гроссгейм, Долуханов, 1929; Гроссгейм, Ярошенко, 1929; Гроссгейм, 1948), А. Г. Долуханов (1942; Долуханов и др., 1946), А. А. Колаковский (1935, 1937, 1940), П. Д. Ярошенко (1930) и многие другие. В послевоенное время были попытки монографического исследования высокогорных формаций Кавказа (Блюменталь, Попова, 1950; Попова, 1952; Блюменталь, Петровичева, 1951; Лекборашвили, 1955; Кимеридзе, 1965). Растительность высокогорий Кавказа изучали А. К. Магакьян (1947), Е. В. Шифферс (1953), А. Л. Харадзе (1954, 1966) и многие другие. Уже в последние годы вышли работы В. Д. Гаджиева (1970), М. Ф. Сахокия (1983) и др. Ассоциации, выделяемые в вышеперечисленных работах на основе доминантного и экологического методов, были весьма дробные и трудно сопоставимые. Ни в одной из работ, посвященных высокогорным лугам Кавказа, не был применен флористический принцип классификации.

Материалом для настоящей работы послужило 141 описание луговых сообществ, выполненные в Казбегском р-не ГССР летом 1983 г. По ботанико-географическому делению он входит в Казбегский округ подпровинции «осевой части Большого Кавказа» (Харадзе, 1966).

Мы исследовали луга, находящиеся в пределах от 2300 до 3000 (3100) м над ур. м., что соответствует границам альпийского пояса в этом районе (Сахокия, 1983 : 19). Пробные площадки закладывали по мере заметного изменения растительности.

Для объединения описаний в синтаксоны использовали группы сопряженных видов, имеющих сходное распределение в данной совокупности сообществ. В расчетах представленности этих групп видов в описаниях учитывали не только присутствие видов на пробной площадке, но и их обилие. Высокое обилие вида обычно характеризует более узкий диапазон условий среды. Это следует из колоколообразной кривой распределения обилия вида по градиенту факторов среды (Whittaker, 1975).

Для данной совокупности описаний методом послойного анализа матрицы коэффициентов межвидовой сопряженности (Василевич, 1980) мы выделили следующие группы сопряженных видов (Бедошвили, 1985): группа 11. Draba siliquosa — виды щебнистых местообитаний; группа 10. Kobresia capilliformis — виды гребневых местообитаний; группа 12. Nardus stricta — виды затененных, пониженных, обильно увлажняемых участков; группа 3. Cruciata glabra — виды влажных лугов; группа 4. Sedum oppositifolium — виды более сухих местообитаний; группа 5. Minuartia circassica — виды сухих и щебнистых местообитаний; группа 6. Rubus saxatilis — виды сильнозадерненных участков; группа 7. Lotus caucasicus — виды слабозадерненных участков. Виды с более широкой экологической амплитудой мы не использовали в процессе классификации описаний, но учитывали при характеристике синтаксонов.

Определив таким образом экологические характеристики групп сопряженных видов, мы смогли приступить непосредственно к группировке сообществ (описаний) в ассоциации.

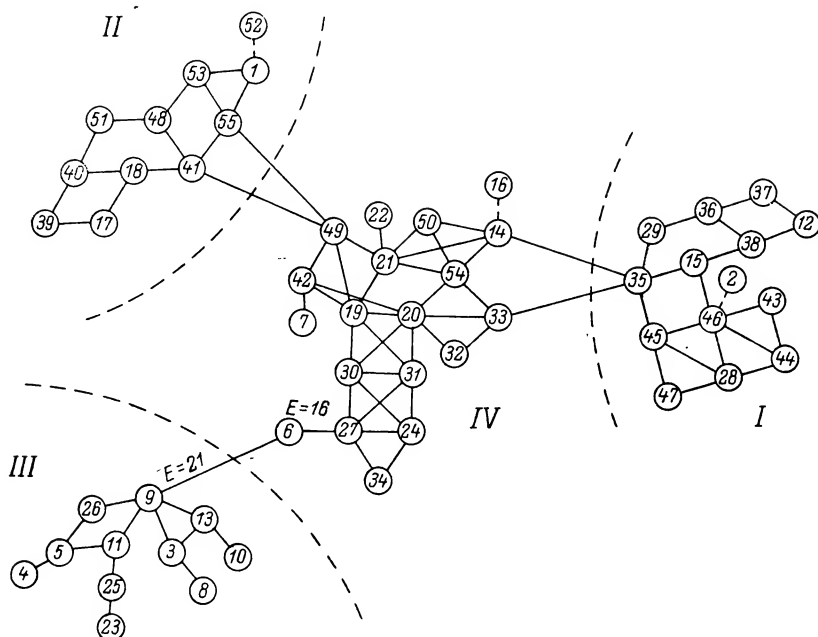
Для объединения описаний в синтаксоны необходимо учитывать представленность в них каждой группы сопряженных видов. Эту задачу можно облегчить, выразив представленность каким-нибудь «индексом группы». Ю. И. Самойлов (1970) предлагал использовать индекс группы, полученный делением суммы покрытий членов группы, представленных в сообществе, на полное число членов, входящих в группу. Это способствовало увеличению удельного веса малообильных видов. Оценивалась как бы роль групп в сообществах. Мы предпочли рассчитать представленность групп в описаниях по следующей формуле

$$I_{\text{гр}} = \frac{\text{сумма покрытий видов группы в данном описании}}{\text{максимальная сумма покрытий видов группы в описаниях}} \cdot 100\%,$$

так как не ставили целью повышение удельного веса малообильных видов. В условиях альпийских лугов, характеризующихся постоянными доминантами и подверженных флуктуациям в гораздо меньшей степени по сравнению с пойменными лугами, значение высокого обилия для классификации несомненно повышается.

Когда были рассчитаны индексы представленности групп сопряженных видов, каждое описание характеризовалось определенным набором этих индексов. В синтаксоны объединялись описания на основе сходства индексов представленности групп и доминантов. С этой целью мы, предварительно разбив описания на группы по признаку доминирования, рассчитали евклидово расстояние между описаниями, используя в качестве их координат в многомерном пространстве индексы представленности групп сопряженных видов.

Для сравнения описаний строили граф различий. В процессе работы отбирали произвольный уровень различия, который наилучшим образом выявлял характер группирования описаний. Линией соединяли те описания, различия (евклидово расстояние) между которыми были ниже этого уровня. Далее анализировали граф. При наличии переходов между подгруппами границу между ними проводили по наиболее слабым связям. Вопрос, в какую подгруппу относить описание, решали в зависимости от числа его связей с описаниями разных



Граф различий между описаниями пестроовсяничников.

Арабские цифры — номера описаний, *римские цифры* — номера групп описаний.

подгрупп. Когда их число было равным, учитывали тесноту связи. Так, например, описание *35* отнесено к подгруппе *I*, так как с ней имеет три связи, а с четвертой — две. Описание *6* относится к подгруппе *IV*, а не к *III* при равном числе связей, так как с описанием *27* имеет евклидово расстояние, равное 16, а с описанием *9* — 21 (см. рисунок).

На рисунке представлен граф различий для группы описаний пестроовсяничников. При пороговом значении различия 23 они довольно четко подразделяются на 4 подгруппы. Неприсоединенными остались описания *2*, *16* и *52*. Они были присоединены к тем описаниям, с которыми имели наименьшее евклидово расстояние, т. е. соответственно к описаниям *46*, *14* и *1*. Аналогичным образом на две подгруппы соответственно подразделились мелкоосочники, белоусники (оба при пороговом значении 20) и кобрезиевники (при пороговом значении 45).

Выделенные подгруппы описаний мы рассматриваем в ранге ассоциации, для которых была составлена диагностическая таблица (см. таблицу). Кроме групп видов, использованных для расчета евклидова расстояния между описаниями, в таблице представлены две группы из доминантных видов: группа 1. Festuca woronowii; группа 8. Carex tristis и три группы из видов, широко распространенных в разных типах фитоценозов, но имеющих заметный фитоценотический оптимум в определенных сообществах: группа 9. Polygonum viviparum; группа 2. Betonica macrantha и группа 13. Lerchenfeldia flexuosa.

Первые четыре ассоциации представляют пестроовсяницевые сообщества. Пестроовсяничники — наиболее типичная формация для высокогорий Кавказа. Они широко распространены, особенно на Центральном и Восточном Кавказе. В целом они приурочены к южным, сухим, крутым склонам. В наиболее сухих районах они выходят на северные и западные склоны, на больших высотах иногда развиваются и на пологих участках (Кимеридзе, 1965).

1. Асс. Cruciato-Festucetum woronowii объединяет сообщества пестроовсяничников, широко представленные на склонах северной экспозиции, особенно на высотах 2300—2500 м над ур. м. Она занимает относительно влажные и богатые местообитания, что определяет высокое постоянство группы Cruciata glabra. Общее проективное покрытие достигает 100 %. Средняя высота травостоя — 50 см. Ассоциация хорошо выражена на северном склоне Паншетского хребта. Там сделаны 8 из 14 описаний. Близкую ассоциацию под названием Festucetum variae subalpinum typicum, приуроченную к северо-западным склонам, выде-

Фитоценотическая характеристика синтаксонов альпийских лугов района Казбеги (Центральный Кавказ)

Группы видов	Пестроовсяничники				Мелкоосочники		Кобрезиевники		Белоусники	
	№ ассоциации									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
	число описаний									
	14	11	11	19	8	18	17	10	23	10
1. Festuca woronowii	32 V	40 V	35 V	41 V	3 III	+ I	+ II	+ II	1 III	
Carex meinshauseniana	7 IV	12 V	7 V	8 V	38 V		1 III	4 IV	2 III	+ I
Festuca ruprechtii	2 III	4 IV	3 V	2 IV	4 III	1 II	+ I	4 IV	2 III	+ II
2. Betonica macrantha	2 V	2 V	+ II	1 IV	4 V	+ I	+ I	1 IV	1 III	+ II
Polygonum carneum	+ III	+ II	1 V	+ III	1 IV	+ III	+ II	+ III	+ III	+ I
Bromopsis variegatus	1 IV	2 V	3 V	1 IV	+ IV	1 IV	1 IV	2 V	+ III	
Arenaria lychnidea	+ I	1 V	+ I	+ I	+ II	+ I	+ II	+ III	+ II	+ I
Centaurea cheiranthifolia	1 IV	1 IV	+ I	+ I	+ III	+ I		+ III	+ II	
Geranium ibericum	+ I			7 III	+ II				2 II	
Scabiosa caucasica	1 V	+ IV	+ II	+ III	3 IV	+ I		+ III		
3. Cruciata glabra	1 V	+ II	+ II	+ II	+ I				+ I	
Calamagrostis arundinacea	4 IV	+ II		+ I					+ I	+ I
Inula orientalis	3 III	+ I	+ I	+ I	+ II					
Bupleurum polyphyllum	+ III	+ II	+ I	+ I	+ II				+ I	
Lathyrus cyaneus	+ III	+ I		+ I	+ II				+ II	
Trollius ranunculinus	+ II	+ II		1 II	+ II	+ I	+ I		+ I	+ I
4. Sedum oppositifolium	1 III	1 V	+ II	+ II	+ II	+ I		+ III	+ III	+ II
Koeleria albovii		1 IV	+ I	+ I	+ II	+ I		+ III	+ I	
5. Minuartia circassica	+ III	+ II	3 V	+ II	1 III	+ II	+ III	2 V	+ IV	+ II
Alchemilla retinervis	1 III	+ I	2 V	+ I	+ II	+ I	+ I	+ II	+ II	5 II
Thymus nummularius	+ I	+ I	+ IV	+ I				+ I	+ I	
Vaccinium myrtillus	+ I		+ III	+ I	+ I	+ I			+ II	+ III
Rododendron caucasica				+ I			+ I		+ I	2 II
6. Rubus saxatilis	+ III		+ I	+ II					+ I	
Vicia grossheimii	+ IV	+ IV	+ I	1 III	+ II			+ II	1 II	+ I
7. Lotus caucasicus	+ II	+ I			1 II			+ II		+ I
Plantago caucasica	+ II	1 V		+ I	1 II	+ II	+ I	4 V	+ II	+ II
8. Carex tristis					+ I	30 V	1 V	+ III	2 III	+ I
Festuca supina	+ I	+ I	+ I	1 II	2 III	8 V	5 V	1 II	4 III	1 II
Carex huetiana	+ I	+ I		+ II	3 IV	6 V	+ II	+ I	+ I	

Группы видов	Пестроовсяничники				Мелкоосочники	Кобрезиевники			Белоусники	
	№ ассоциации									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
	число описаний									
	14	11	11	19	8	18	17	10	23	10
9. Polygonum viviparum	+ I		2 IV	+ II	+ II	1 V	3 V	+ II	+ I	+ II
Alchemilla elizabethae	+ II	+ I	1 II	+ II	3 II	5 IV	8 III	6 V	+ I	+ I
A. caucasica	+ II	+ II	+ I	+ I	+ II	1 III	1 IV	1 III	+ II	
Chamaesciadium acaule	+ I	+ I		+ II	+ I	+ II	+ II	2 IV	+ II	
Alopecurus glacialis				+ I		+ I	+ II	+ III		
Minuartia imbricata						1 III	1 III			
Kobresia schoenoides	2 II		+ I	1 I	4 I	+ II	+ II	+ I		
10. Kobresia capilliformis	1 I		1 I	1 II	+ III	2 IV	30 V	14 V		
Kobresia persica		1 I	+ I			3 V	20 V	21 V		
Anemonastrum speciosum					+ II	1 III	+ II			
Antennaria caucasica						2 III	+ II	+ I	+ I	
Thalictrum alpinum	+ I	+ I	+ I	+ I		1 IV	1 V		+ I	
11. Draba siliquosa	+ II	+ I	+ I		+ I	+ II	1 V			+ I
Campanula saxifraga			+ I		+ I	1 III	1 IV			
Helicthotrichon adjaricum	1 II	+ IV	+ III	1 IV	+ II	+ IV	+ IV	+ II	1 II	+ II
Alchemilla sericata	+ I	2 III	+ III	+ II	+ I	3 III	3 III		+ I	
Potentilla gelida				+ I		+ II	+ II			
12. Nardus stricta								+ I	46 V	38 V
Poa alpina	+ I	+ II	+ II	+ I		+ II		+ I	2 V	7 V
Phleum alpinum				+ I			+ I		+ II	2 V
Carex medwedewii		+ I	+ II	+ I	+ I	+ III			+ I	3 IV
Sibbaldia parviflora				+ I		+ I		+ I	1 II	1 II
Leontodon caucaseus	+ I	+ I		+ I				+ I	+ II	+ II
13. Lerchenfeldia flexuosa	3 III	+ I	+ II	+ I	+ II	+ II	+ I	+ I	4 V	2 IV
Agrostis planifolia	2 IV	1 III	+ III	1 III	3 III	2 IV	1 III	2 V	8 V	7 V
Anthoxanthum odoratum	1 IV	+ IV	1 III	+ II	+ III			+ I	2 V	1 V
Luzula multiflora	+ III	+ II	+ III	+ III	+ II	+ II	+ III		1 III	2 V
Taraxacum stevenii	+ I		+ I	+ I	+ I	1 IV	1 IV	+ III	1 III	2 V

Примечание. Ассоциации: 1 — Cruciato-Festucetum woronowii, 2 — Sedo-Festucetum woronowii, 3 — Thymo-Festucetum woronowii, 4 — Geranio-Festucetum woronowii, 5 — Festuco-Caricetum meinshausenianae, 6 — Festuco-Caricetum tristae, 7 — Drabo-Kobresietum capilliformis, 8 — Chamaesciado Kobresietum persicae, 9 — Festuco-Nardetum, 10 — Luzulo-Nardetum. Выделены группы видов (1—13), характеризующие ассоциации. В графах: римские цифры — классы постоянства, арабские — среднее покрытие, %.

ляли А. А. Гроссгейм и П. Д. Ярошенко (1929) для Нухинского р-на, но позже Ярошенко (1930) пришел к выводу, что субальпийские и альпийские пестроовсяничники почти не отличаются друг от друга, и поэтому последнюю ассоциацию он рассматривал как субассоциацию в рамках Festucetum variae typicum. Близкое к выделяемой нами ассоциации сообщество описали также А. А. Ахвердов и А. Г. Долуханов (1930) на Карабахском хребте. Наиболее заметное отличие от нашей ассоциации — отсутствие осок. По мнению авторов, это сообщество следует считать переходным от пестроовсяничников горностепного характера к сообществам типа субальпийских лугов. Однако, согласно более поздней работе одного из авторов, где пестроовсяничники целиком отнесены к альпийскому поясу (Долуханов и др., 1942), нашу ассоциацию наряду с вышеперечисленными сообществами Гроссгейма и Ярошенко (1929), Ахвердова и Долуханова (1930) мы рассматриваем как относящуюся к нижней ступени альпийского пояса.

2. Асс. Sedo-Festucetum woronowii объединяет сообщества, распространенные на сухих, теплых, южных и восточных склонах средней крутизны. Характерно постоянное присутствие группы Sedum oppositifolium. Общее проективное покрытие сообщества достигает 90 %, средняя высота травостоя — 30 см. Ассоциация представлена на высотах 2400—2700 м над ур. м. Особенно хорошо она выражена на южном и юго-восточном склонах хр. Баш, где были выполнены 7 из 11 описаний. Близкое сообщество описали Ахвердов и Долуханов (1930) на Карабахском хребте, близ его гребня, на абсолютной высоте около 2700 м над ур. м., на склоне восточной экспозиции. Для этого сообщества также характерно присутствие видов группы Sedum oppositifolium. Наиболее заметное отличие — отсутствие осок и подорожника кавказского. Данное сообщество авторы причисляют к субальпийским степям. Однако мы, основываясь на работе Долуханова с соавторами (1942), нашу ассоциацию, как и все пестроовсяничники, относим к альпийскому поясу.

3. Асс. Thymo-Festucetum woronowii объединяет сообщества с постоянным присутствием видов группы Minuartia circassica. Она встречается на деградированных, эрозированных слабозадерненных почвах. Средняя высота травостоя — 20 см. На камни иногда приходится до 30 % поверхности сообщества. Ассоциация хорошо выражена на западном склоне хр. Куро, где выполнены все 11 описаний. Крутизна склона — в среднем 40°. Ассоциация распространена на высотах от 2300 до 2900 м над ур. м. Близкие сообщества выделил К. Р. Кимеридзе (1965) в рамках группы ассоциаций Festuceta variae thymosa. Автор не приводит флористического списка, что затрудняет сравнение. Однако на сходство указывает наличие синузии *Thymus nummularius* и *T. caucasicus*, а также сходство местообитаний.

4. Асс. Geranio-Festucetum woronowii объединяет сообщества со слабой представленностью всех групп, кроме групп Festuca woronowii и Betonica macrantha. Характерно присутствие *Geranium ibericum* в значительном обилии. Ассоциация приурочена к сильнощебнистым и сравнительно увлажненным участкам со средней крутизной 10—30°, к склонам северной и западной экспозиций. Средняя высота травостоя 20 см. Общее проективное покрытие в среднем 90 %. До 10 % поверхности приходится на камни. Подобная ассоциация выделена в работе Кимеридзе (1965) — Festuca varia-Geranium ibericum. Это сообщество, по данным автора, часто встречается на Кавказе наряду с близкими с ним сообществами Festuca varia-Geranium renardii и Festuca varia-Geranium gymnocaulon. Последнее характерно для западного и центрального Кавказа (Кимеридзе, 1965).

Две следующие ассоциации представляют сообщества горных осок. Они широко распространены на Кавказе и приурочены к относительно мезофитным условиям, где выпадает и сохраняется зимой довольно много снега, а летом почвы достаточно хорошо прогреваются, аэрируются и увлажняются (Блюменталь, Петровичева, 1951).

5. Асс. Festuco-Caricetum meinshausenianae объединяет сообщества с доминированием *Carex meinshauseniana* и с хорошей представленностью группы Carex tristis. Ассоциация представлена на пологих склонах, на ровных или выпуклых участках с умеренным увлажнением и развитыми почвами. Общее проек-

тивное покрытие 80—90 %. Средняя высота травостоя 10 см. Для сообщества характерно участие *Festuca ruprechtii*, *F. supina*, *Carex huetiana*. Иногда имеются в незначительном обилии дернины *Festuca woronowii*. Ассоциация распространяется до 2800 м над ур. м. Для северо-западного Кавказа И. Х. Блюменталь и О. Л. Петровичева (1951) выделяют сходные ассоциации: Carex meinshauseniana+Festuca ruprechtii+Festuca varia и Carex meinshauseniana+Festuca ruprechtii. Наиболее заметное отличие от нашей ассоциации — слабое присутствие *Carex huetiana*. Похожие ассоциации приводят А. А. Колаковский для Бзыбского хребта (1937), Н. А. и Е. А. Буш для Юго-Осетии (1936б), А. А. Гроссгейм и А. Г. Долуханов для Ганджинского р-на (1929), Е. В. Шифферс для Северного Кавказа (1953).

6. Асс. Festuco-Caricetum tristae. В эту ассоциацию объединены сообщества с преобладанием группы Carex tristis. Ассоциация занимает гребневые участки с незначительной крутизной (0—5°). Средняя высота травостоя — 5 см. Общее проективное покрытие — до 90 %. На камни приходится до 5 % поверхности сообщества. Характерно значительное участие видов групп Draba siliquosa и Polygonum viviparum. Ассоциация хорошо выражена на гребне Гергетского хребта, где были заложены 10 из 18 пробных площадок. Сообщество распространено на высотах от 2500 до 3000 м над ур. м. Его флористический состав беднее, чем у предыдущих ассоциаций. Характерно наличие лишайников. Очень похожие осоково-типчаковые сообщества описали Гроссгейм и Ярошенко (1929) в Нухинском р-не. Наиболее заметное отличие — отсутствие *Carex huetiana* и кобрезий. Нашей ассоциации в целом соответствует ассоциация Caricetum alpinum, выделенная Н. А. и Е. А. Буш (1936б) для Юго-Осетии; она отличается резким повышением обилия *Festuca ruprechtii* за счет *F. supina* и отсутствием видов кобрезий. Присутствие кобрезий в нашей ассоциации свидетельствует о наличии выходов известняков. В этом отношении она похожа на сообщество Carex tristis+Alchemilla caucasica, описанное Шифферс (1953) на Северном Кавказе.

Две следующие ассоциации представляют кобрезиевники, характерные для известняковых хребтов Центрального и Восточного Кавказа.

7. Асс. Drabo-Kobresietum capilliformis объединяет сообщества с доминированием *Kobresia capilliformis* и *K. persica* и с постоянным присутствием видов групп Draba siliquosa, Polygonum viviparum и Carex tristis. Ассоциация занимает гребневые местообитания, связанные с выходами известняковых пород. Следует отметить присутствие лишайников. Средняя высота травостоя — 5 см. Общее проективное покрытие — в среднем 85 %. Характерны выступы скал, глыб. Ассоциация хорошо выражена на гребнях хребтов Баш и Гергети. 16 из 18 описаний были выполнены здесь. Сообщества развиваются на больших высотах — 2600—3000 м над ур. м., встречаются в виде больших и малых вкраплений, фрагментов. Подобный тип луговых сообществ для данного района приводит Сахокия (1983).

8. Асс. Chamaesciado-Kobresietum persicae объединяет сообщества с доминированием *Kobresia persica* и *K. capilliformis*, характеризуется отсутствием видов группы Draba siliquosa, присутствием группы Polygonum viviparum и высокой представленностью группы Festuca woronowii. Ассоциация приурочена к выходам известняков, но на более крутых склонах (до 10°), на высотах 2300—2500 м над ур. м. Общее проективное покрытие — в среднем 95 %, средняя высота травостоя — 10 см — выше, чем у предыдущей ассоциации. Она занимает более богатые и влажные местообитания. Разнотравно-кобрезиевый тип луга, похожий на нашу ассоциацию, для исследуемого района указывает Сахокия (1983).

Две следующие ассоциации представляют белоусовые сообщества. Белоусники широко распространены в исследуемом районе. В альпийском поясе они занимают более или менее влажные и затененные, обычно крутые, вогнутые, северные склоны, иногда — легкие понижения мезорельефа, т. е. места, где скапливается больше снега и где он сходит позднее, чем на окружающих склонах той же высоты. Однако Долуханов (1942) отмечает, что там, где слишком долго задерживается снег, белоусу не хватает времени для развития. Такие участки обычно занимают ковры. Это особенно важно для альпийского пояса,

в котором вегетационный период и так короткий. Белоусники часто сменяют более продуктивные сообщества, если те подвергаются сильному стравливанию и вытаптыванию. Белоусники наиболее стойки к такого рода влияниям. В геоботанической литературе о Кавказе часто различают первичные и вторичные сообщества белоуса (Колаковский, 1935; Лекборашвили, 1955), однако нам не удалось выделить такие сообщества в Казбегском р-не из-за сильной засоренности белоусников, что связано с развитием животноводства в этом районе.

9. Асс. Festuco-Nardetum объединяет сообщества с обильной представленностью групп Nardus stricta и Lerchenfeldia flexuosa и со сравнительно высоким постоянством видов групп Festuca woronowii и Betonica macrantha; для нее характерно более высокое обилие *Festuca woronowii* и *Minuartia circassica*. Ассоциация приурочена к отрицательным формам рельефа: углублениям, вогнутым склонам преимущественно северной экспозиции. Занимает сравнительно сухие местообитания. Распространяется до 2900 м над ур. м. Средняя высота травостоя — 20 см. Общее проективное покрытие — 90 %. Похожую ассоциацию для относительно ксерофильных местообитаний белоусников Закатальского р-на приводит Ярошенко (1930), называя ее Nardetum stepposum. Наиболее заметное отличие — отсутствие видов унавоженных мест — *Poa alpina* и *Phleum alpinum*, что, видимо, связано с меньшим развитием животноводства в те годы. Относительно сухой тип белоусников для Бзыбского хребта отмечает Колаковский (1937).

10. Асс. Luzulo-Nardetum объединяет сообщества с обильной представленностью групп Nardus stricta и Lerchenfeldia flexuosa, но почти с полным отсутствием групп Festuca woronowii и Betonica macrantha; характерно сравнительно высокое обилие *Luzula multiflora*, который в условиях высокогорий указывает на повышенную влажность местообитаний (Ярошенко, 1930). Ассоциация представлена на вогнутых северных склонах с крутизною до 20°, на сравнительно низких высотах — 2300—2500 м над ур. м. Средняя высота травостоя — 10 см. Общее проективное покрытие — 100 %. Наше сообщество соответствует ассоциации Nardetum luzulosum, выделенной Ярошенко (1930) для Закатальского р-на. Влажный тип белоусников отметил Колаковский (1937) для Бзыбского хребта. Г. А. Лекборашвили (1955) также указывает Nardeto-Luzulosa для сравнительно влажных почв.

Таким образом, мы выделили 10 растительных ассоциаций, отражающих основную часть разнообразия альпийских лугов Казбегского р-на. Использование групп сопряженных видов позволило сжать фитоценотическую информацию, выделить группы видов, имеющих значение для классификации. С помощью евклидова расстояния осуществлены сравнение описаний и разбиение их совокупности на подгруппы, которые составили ассоциации. Они хорошо различаемы по флористическому составу и охватывают основные типы луговых местообитаний альпийского пояса. Это говорит об успешности применения межвидовых сопряженностей для классификации альпийских лугов Кавказа.

Пока преждевременно строить какую-либо иерархическую систему из выделенных синтаксонов. Для этого необходим анализ совокупности луговых сообществ, имеющих более широкую фитоценотическую амплитуду и охватывающих значительно большую территорию.

ЛИТЕРАТУРА

Акинфиев И. Я. Девять дней в центре Кавказа. Екатеринославль: Типолит. Губ. правления, 1893. 30 с. — *Акинфиев И. Я.* Флора Центрального Кавказа. Ч. 1. — В кн.: Тр. Об-ва испыт. природы при Харьков. ун-те, 1894, т. 27. 212 с. — *Альбов Н. М.* Очерки растительности Колхиды. — Землеведение, 1896, т. 3, кн. 1, с. 1—78. — *Ахвердов А. А., Долуханов А. Г.* Очерк растительности летних пастбищ Карабахского хребта. — В кн.: Тр. по геобот. обследованию пастбищ ССР Азербайджана, 1930, сер. В. Летние пастбища, вып. 3, с. 1—94. — *Бедошвили Д. О.* Группы сопряженных видов в растительных сообществах альпийских лугов района Казбеги (Центральный Кавказ). — Бот. журн., 1985, т. 70, № 11, с. 1523—1528. — *Блюменталь И. Х., Петровичева О. Л.* Геоботанический очерк высокогорных мелкоосоковых пастбищ северо-западного Кавказа. — Учен. зап. ЛГУ, 1951, сер. биол. наук, вып. 30, № 143, с. 31—85. — *Блюменталь И. Х., Попова Т. А.* Геоботанический очерк формации овсяницы джимильской *Festuca djimilensis* Boiss. et Bal. на северо-западном Кавказе. — В кн.: Тр. Лен. об-ва естествоисп., 1950, отд. бот., т. 70, вып. 3, с. 140—191. — *Буш Н. А.* Предварительный отчет о втором путешествии по северо-западному Кавказу

в 1897 г. — Изв. ИРГО (отд. оттиск), 1898, т. 34, вып. 5. 71 с. — *Буш Н. А.* и *Е. А.* Ботаническое исследование Юго-Осетии. — В кн.: Тр. Совета по изучению производительных сил (СОПС) АН СССР, 1931, сер. Закавказская, вып. 2. 162 с. — *Буш Н. А.* и *Е. А.* Высокогорные луга Юго-Осетии. — Изв. Юго-Осет. науч.-исслед. ин-та, 1936а, вып. 3, с. 78—97. — *Буш Н. А.* и *Е. А.* Растительный покров восточной Юго-Осетии и его динамика. — В кн.: Тр. Совета по изучению производительных сил (СОПС) АН СССР, 1936б, сер. Закавказская, вып. 18. 263 с. — *Василевич В. И.* Выделение эколого-фитоценотических групп видов на основе межвидовых сопряженностей методом послойного анализа. — В кн.: Взаимосвязи компонентов лесных и болотных экосистем. Л.: Наука, 1980, с. 93—100. — *Гаджиев В. Д.* Высокогорная растительность Большого Кавказа и ее хозяйственное значение. Баку: Элм, 1970. 280 с. — *Гроссгейм А. А.* Растительный покров Кавказа. М.: Детгиз, 1948. 267 с. — *Гроссгейм А. А.*, *Долуханов А. Г.* Очерк растительности летних пастбищ Ганджинского уезда. — В кн.: Тр. по геобот. обследованию пастбищ ССР Азербайджана, 1929, сер. В. Летние пастбища, вып. 2, с. 1—115. — *Гроссгейм А. А.*, *Ярошенко П. Д.* Очерк растительности летних пастбищ Нухинского уезда. — В кн.: Тр. по геобот. обследованию пастбищ ССР Азербайджана, 1929, сер. В. Летние пастбища, вып. 1, с. 1—84. — *Долуханов А. Г.* Растительность Лагодехского заповедника. — В кн.: Тр. Тбилис. бот. ин-та, 1942, т. 8, с. 3—75. — *Долуханов А. Г.*, *Сахокия М. Ф.*, *Харадзе А. Л.* К вопросу о высокогорных растительных поясах Кавказа. — В кн.: Тр. Тбилис. бот. ин-та, 1942, т. 8, с. 113—138. — *Долуханов А. Г.*, *Сахокия М. Ф.*, *Харадзе А. Л.* Основные черты растительного покрова верхней Сванетии. — В кн.: Тр. Тбилис. бот. ин-та, 1946, т. 9, с. 79—130. — *Кимеридзе К. Р.* Пестроовсяничники Кавкасиони. (На груз. яз.). Тбилиси: Мецниереба, 1965. 183 с. — *Колаковский А. А.* Альпийские пастбища Очемчирского и Гальского районов АССР Абхазии. — В кн.: Тр. Абхаз. науч.-исслед. ин-та краеведения при ЦИК АССР Абхазии, 1935, вып. 3. 102 с. — *Колаковский А. А.* Растительность Бзыбского известнякового хребта как кормовая база для животноводства. — В кн.: Тр. Ин-та Абхаз. культуры им. акад. Н. Я. Марра, Сектор по изучению производительных сил, 1937, вып. 9. 77 с. — *Колаковский А. А.* Растительность альпийского пояса хребтов Теймас и Эрцог в Абхазии (бассейн р. Чхалты). — В кн.: Тр. Тбилис. бот. ин-та, 1940, т. 7, с. 1—49. — *Лекборашвили Г. А.* Белоусники Большого Кавказа в пределах Восточной Грузии: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук, Тбилиси, 1955. 23 с. — *Магакьян А. К.* Этапы развития высокогорных лугов Закавказья. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1947. 203 с. — *Попова Т. А.* Пестроовсяничники Кавказа и их хозяйственное значение: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1952. 18 с. — *Самойлов Ю. И.* Опыт классификации лугов поймы реки Мсты. — Бот. журн., 1970, т. 55, № 10, с. 1419—1431. — *Сахокия М. Ф.* Агроботанический обзор пастбищ и сенокосов Казбегского района. (На груз. яз.). Тбилиси: Мецниереба, 1983. 118 с. — *Сосновский Д. И.* Очерк растительности верхней Сванетии. — Вестн. Русск. флоры, 1915, т. 1, вып. 3, с. 119—144. — *Харадзе А. Л.* Отчет по паспортизации естественных кормовых угодий Казбегского района Грузинской ССР. Пастбищно-мелиоративно-строительный трест, Мин. сельск. хоз. ГССР, Тбилиси, 1954. — *Харадзе А. Л.* К ботанико-географическому районированию высокогорий Большого Кавказа. — Пробл. бот., 1966, т. 8, с. 75—89. — *Шифферс Е. В.* Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодья. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 400 с. — *Ярошенко П. Д.* Очерк растительности летних пастбищ Закатальского округа. — В кн.: Тр. по геобот. обследованию пастбищ ССР Азербайджана, 1930, сер. В. Летние пастбища, вып. 4, с. 1—52. — *Whittaker R. H.* Communities and ecosystems. N. Y.: Mac. Publish. Co., 1975. 387 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 25 IV 1985.

SUMMARY

Based on 141 descriptions of alpine meadows in the Kazbegy Region (Central Caucasus) 10 plant associations have been established. Within the association the descriptions have been united on the basis of the determination of Euclide distances between them. The latter was found according to the index of occurrence of groups of allied species in the descriptions. This allowed to diminish considerably the variability in floristical composition, that is insignificant for classification, and to obtain ecologically more distinct syntaxa. Each of the established syntaxa is characterized by combination of groups of species, which have similar distribution within the limits of the aggregation studied.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.594.2 : 577.95

Т. Б. Батыгина, Г. Г. Шевцова

МЕТАМОРФОЗ В ОНТОГЕНЕЗЕ ОРХИДНЫХ (НА ПРИМЕРЕ *CYMBIDIUM* HYBRIDUM, *ORCHIDACEAE*)

T. B. BATYGINA, G. G. SHEVTSOVA. METAMORPHOSIS IN THE ONTOGENY OF THE *ORCHIDACEAE* (WITH SPECIAL REFERENCE TO *CYMBIDIUM* HYBRIDUM, *ORCHIDACEAE*)

С позиций системного подхода рассматриваются основные этапы развития зародыша и проростка *Cymbidium* hybridum в культуре in vitro. Установлены особенности метаморфоза в онтогенезе. На основании новейших литературных и собственных данных обосновывается точка зрения о бессемядольности зародыша цимбидиума. Высказано положение об одновременном созревании плодов и семян. Прорастание семян орхидей из незрелых коробочек подтверждает появление автономности зародыша до созревания плодов.

Красота и оригинальность, разнообразие формы и окраски цветков, особенности роста и развития, уникальность биологии размножения издавна привлекают внимание исследователей к представителям сем. *Orchidaceae* — одного из самых многочисленных в растительном мире. Плоды орхидей содержат от нескольких тысяч до нескольких миллионов мельчайших семян, однако в природных условиях прорастает менее 5 % их общего числа, что связано с необходимостью микоризообразования и рядом морфологических особенностей семени. У большинства орхидей семена характеризуются миниатюрными размерами, наличием овального недифференцированного на органы зародыша, окруженного тонкой сетчатой оболочкой, отсутствием эндосперма.

Известно, что в зрелых семенах некоторых видов растений (женьшень, лютик и др.) зародыши остаются недифференцированными на органы. Хотя дальнейшее развитие они проходят и внутри семени, но уже после отделения от материнского организма, приобретая вид, характерный для одно- или двудольного зародыша. Первые этапы послесеменного развития у таких растений протекают обычным путем — через образование нормального проростка, свойственного большинству цветковых.

Зародыш же большинства видов орхидных не проходит дальнейшей дифференциации (т. е. не образует семядолей, апексов побега и корня) в семени, отделившемся от материнского растения. Интересной особенностью его послесеменного развития является образование специфической структуры — протокорма.

На основании литературных и собственных данных по развитию зародыша и протокорма можно полагать, что процесс образования своеобразного проростка из недифференцированного зародыша, находящегося в семени, является многоступенчатым (Veyret, 1965; Терехин, Никитичева, 1968; Батыгина, Васильева, 1980; Batygina, Vasilyeva, 1983). Обычно он связан с дезинтеграцией, дедифференциацией и последующей дифференциацией новой послесеменной структуры. Можно предположить, что гриб, проникающий, как правило, в базальную часть недифференцированного зародыша, нарушает целостность системы «зародыш», вызывая его дезинтеграцию. Это проявляется в усилении митотической активности клеток зародыша, а также в разрушении некоторых из них. Гриб является поставщиком углеводов, витаминов, ферментов и других биологически активных веществ, необходимых для пролиферации клеток и их дифференциации.

В настоящее время продолжает оставаться дискуссионным вопрос о наличии семядолей у зародыша орхидных, а также о строении зародыша однодольных в целом. По последним данным (Jacques-Félix, 1982; Guignard, 1984, и др.),

зародыши однодольных вообще не имеют семядоли. При этом авторы выделяют у них два типа зародышей, согласно которым зародыш орхидных представляет собой неразветвленный протокорм, а у большинства других однодольных — разветвленный. Следовательно, в термин «протокорм» вкладывается несколько иное содержание. Все это еще раз показывает, насколько спорна и противоречива гипотеза строения зародыша однодольных в целом и орхидных в частности.

В связи с этим особенно интересны эмбриологические исследования различных представителей сем. *Orchidaceae*. Большой теоретический и практический интерес представляют выявление механизмов процессов, обусловливающих дифференциацию различных структур зародыша, изучение роста и развития проростка орхидных на ранних этапах онтогенеза. В настоящее время этот интерес вызывается также широким внедрением орхидей в промышленное цветоводство как за рубежом, так и в нашей стране. Все большую важность приобретает проблема сохранения ряда видов орхидей, находящихся на грани исчезновения.

Для решения поставленных задач наряду с традиционными методами в эмбриологических исследованиях все чаще применяется экспериментальный метод культуры изолированных клеток, тканей и органов. Он является не только необходимой основой для практических исследований, связанных с репродукцией растений, но и способствует решению ряда вопросов дифференциации и морфогенеза. Особого внимания заслуживает разработка теоретических основ культивирования в искусственных условиях различных генеративных структур, таких как завязь, семяпочка, пыльник и особенно изолированных зародышей. В последние десятилетия культура изолированных зародышей достигла значительного развития (Иоффе, Жукова, 1965; Rao, 1967; Здруйковская-Рихтер, 1970, 1974; Raghavan, 1976; Батыгина, Васильева, 1979, 1980; Batygina, Vasilyeva, 1983; Батыгина, Бутенко, 1981; Nishimura, 1981, и др.). Вместе с тем в этой области остается еще много нерешенных задач.

Культивирование зародышей на разных стадиях развития в контролируемых условиях даст возможность выявить основные закономерности их дифференциации и роста, а также морфогенетические потенции данной структуры.

Целью настоящей работы явилось изучение развития разновозрастных зародышей и проростков *Cymbidium* hybridum методом культуры in vitro.

Материалы и методы

В опыте использовали семена собственной репродукции, полученные в оранжерее Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР.

Для культивирования выделяли зародыши и семяпочки из плодов, не достигших полной зрелости, через 135 и 195 дней после опыления. В качестве контроля выращивали семена из вполне созревших пожелтевших коробочек через 255 дней после опыления. Перед посевом проводили предварительную стерилизацию плодов (погружали на 2—3 мин в этиловый спирт с последующим легким обжигом в пламени спиртовки). Плод условно подразделяли на три яруса — верхний, средний и нижний. Семена из стерильных коробочек высевали в колбы объемом 250 мл отдельно по ярусам в числе 50 шт на питательную среду. Зародыши извлекали специальными тонкими иглами и глазными медицинскими инструментами и помещали по 10—15 шт в каждую колбу.

В качестве основной питательной среды в работе применяли модифицированную среду Кнудсона (Кушнир и др., 1981).

Состав среды (мл/л)

$Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$	— 1000	$(NH_4)_2SO_4$	— 500
KH_2PO_4	— 250	$MnSO_4 \cdot 4H_2O$	— 7.5
$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	— 250	Гумат натрия	— 50
$FeSO_4 \cdot 7H_2O$	— 25	Пептон	— 2000
Na_2ЭДТА	— 37.5	Активированный уголь	— 1000
		Сахароза	— 20 000

Среду разливали по 100 мл в каждую колбу и автоклавировали при 0.8 атм в течение 30 мин. Посадку производили в боксе в стерильных условиях. При-

меняли следующий режим выращивания: колбы с высаженным материалом помещали в холодную камеру при температуре от 4 до 6 °C на двое суток, после чего переносили в световой термостат с температурой 25—27 °C и интенсивности освещения 2500—3000 лк.

Один раз в 7 дней проводили наблюдения за прорастанием семян и зародышей, а впоследствии — за ростом сеянцев с одновременной фиксацией материала в ФАА. Для эмбриологических исследований приготовляли постоянные препараты по обычно применяемой цитологической методике (Паушева, 1980) с окраской реактивом Шиффа (по Фёльгену) с подкраской гематоксилином Эрлиха и сафранином по Кертису с подкраской алциановым синим (Дженсен, 1965).

Развитие семян и изолированных зародышей изучали также и на живом материале под бинокулярной лупой.

Результаты исследования

Анализ полученных данных позволил проследить основные этапы прорастания зародыша и развития проростка *Cymbidium* hybridum в культуре in vitro (см. табл. на вкл.). Зародыш, выделенный из семян через 195 дней после опыления и помещенный на питательную среду, представлял собой многоклеточное образование с хорошо выраженной эмбриодермой, гаусториальным подвеском и очень слабой гистологической дифференциацией на две зоны: апикальную — меристематическую — и базальную — паренхимную (см. таблицу на вкл., *1*). В первые 3 недели культивирования зародыши набухают, увеличиваются в размерах, приобретают молочно-белую окраску (*2*). Их развитие в культуре in vitro сопровождается значительными изменениями. В апикальной зоне наблюдается активное клеточное деление. Клетки мелкие, с густой цитоплазмой, слабовакуолизированные (*3*, *4*). Увеличение размеров клеток базальной зоны происходит за счет их роста растяжением, клетки сильновакуолизированные (*3*). Наблюдается образование всасывающих волосков, представляющих собой выросты эмбриодермы. Несколько позже, через 1,5—2 месяца культивирования, отмечаются разрушение клеточных оболочек и дегенерация клеток эмбриодермы в базальной части зародыша (*5—6*). Часть клеток базальной зоны используется в качестве источника питания для интенсивно делящихся в этот период меристематических клеток апикальной зоны. В дальнейшем часть клеток базальной зоны, вероятно, проходит процесс дедифференциации, образуя в совокупности со значительно увеличившейся массой клеток апикальной зоны специфическую структуру — протокорм, своеобразный проросток, свойственный только представителям данного семейства (*7*).

Развитие зародыша в семени в культуре in vitro происходит несколько медленнее, чем изолированных зародышей, что, по-видимому, можно объяснить менее активным поглощением питательных веществ, которому препятствует семенная кожура. Так, всасывающие волоски у зародыша в семени появляются через 30—35 дней культивирования, что совпадает с разрушением семенной кожуры и дегенерацией суспензора, а у изолированных зародышей — через 20—25 дней, т. е. на 10—15 дней раньше. Как показал сравнительный анализ, зародыши, выделенные на более поздних стадиях развития (через 255 дней после опыления), развиваются сходно. Семяпочки, выделенные из плодов через 135 дней после опыления (как отдельные, так и с кусочками плаценты), погибали в течение 2—3 недель выращивания на искусственной питательной среде.

Для цимбидиума характерно изменение цвета протокорма в процессе его развития. В первые 7—10 дней он молочно-белый, а затем приобретает ярко-зеленую окраску, что, вероятно, свидетельствует о раннем образовании хлоропластов и развитии фотосинтетической системы. На первых этапах протокорм представляет собой округлое образование, состоящее из недифференцированных паренхимных клеток, окруженных однослойной эпидермой. В субэпидермальном слое происходит заложение меристематического центра, представленного на первых этапах небольшой группой клеток. В ходе дальнейшего развития в протокорме выделяются две зоны. Апикальная зона состоит из мелких, активно делящихся клеток и составляет примерно $^1/_3$ протокорма. Здесь впо-

следствии эндогенно закладывается апекс будущего побега, что всегда сопровождается дифференциацией прокамбиального тяжа (*8—11*). Клетки базальной зоны, составляющие остальные $^2/_3$ протокорма, более крупные, содержат большое количество крахмала и выполняют запасающую функцию. На всех стадиях развития проростка *Cymbidium* hybridum в субэпидермальном слое обнаружены рафиды, что согласуется с данными В. А. Поддубной-Арнольди (1976) для проростков каланты, циприпедиума и дендробиума. Предполагается, что это своеобразная форма отложения энергетических и строительных материалов.

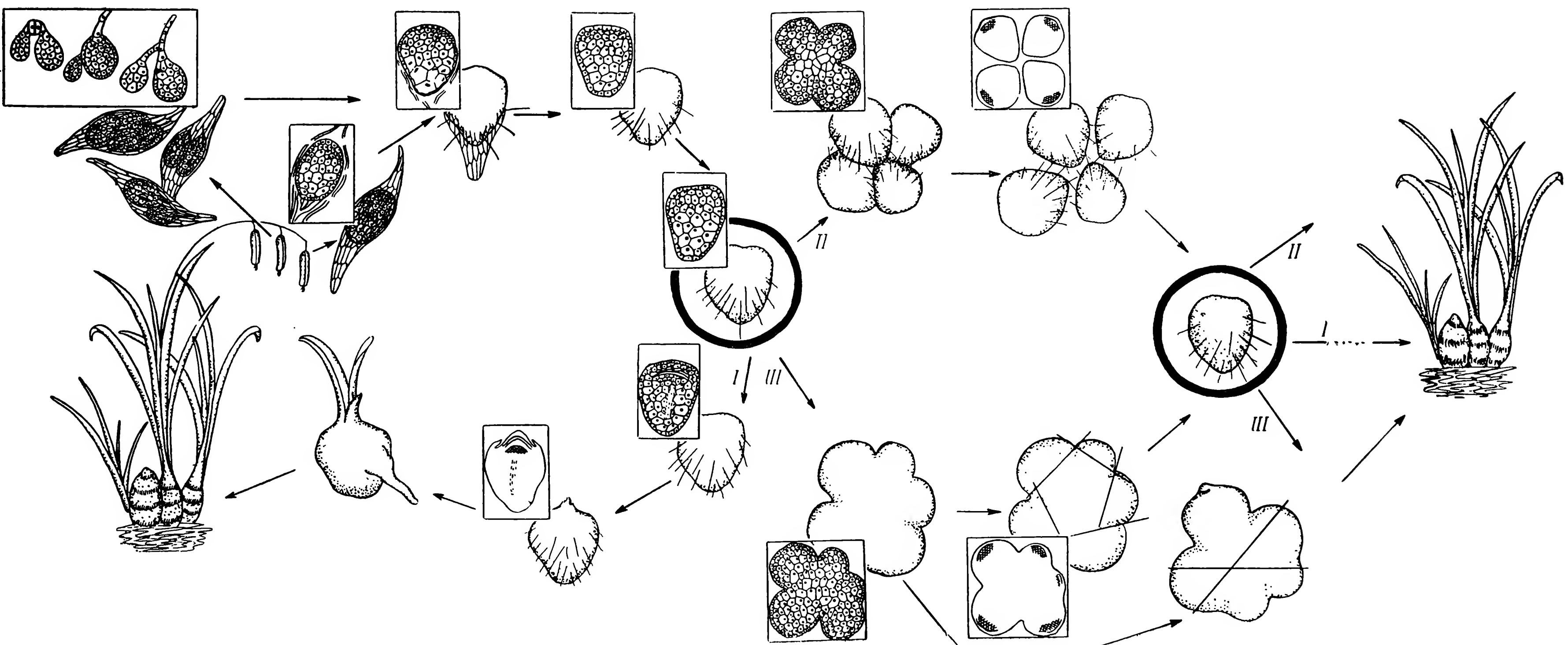
Разные виды орхидных отличаются друг от друга не только по степени дифференциации зародыша и эндосперма, но также по форме и размеру протокорма (Поддубная-Арнольди, 1976). Вероятно, в процессе эволюции для каждого вида выработалась определенная «критическая масса» протокорма и соответственно — «критическая масса» меристематического очага, из которого образуется определенного размера почка. После того как протокорм достигает соответствующих размера и формы, начинается органогенез. При этом на одном протокорме, превышающем критическую для данного вида массу, может образовываться много апексов побегов (Батыгина и др., 1978; Батыгина, Васильева, 1980; Batygina, Vasilyeva, 1983).

Протокормы цимбидиума достигают своей критической массы примерно через 60 дней культивирования. При определенных условиях в это время в них начинаются активные клеточные деления, сопровождающиеся образованием дополнительных меристематических центров, что несомненно свидетельствует о тенденции данной структуры к вегетативному размножению, которое может происходить несколькими путями. Первый из них связан с образованием протокормов неправильной формы, имеющих несколько точек роста и представляющих собой единую систему (*12—14*). Разделив такой протокорм на несколько частей соответственно числу меристематических центров и поместив каждую часть на питательную среду, можно в зависимости от создаваемых условий получить либо растение, либо группу из нескольких протокормов, либо вновь протокорм с несколькими точками роста, которые в свою очередь будут проявлять различные пути морфогенеза. Если протокорм с несколькими точками роста не разделять, то на определенном этапе преобладающим становится рост одного апекса побега, а остальные либо дегенерируют, либо остаются в состоянии покоя как резервные (*14*). При втором способе, встречающемся наиболее часто, образуются группы протокормов, связанных между собой основаниями (*15—18*). Каждый из них представляет собой самостоятельную систему. Протокормы легко отделяются друг от друга, так как связующие их клетки омертвевшие. При дальнейшем культивировании каждый из них может дать растение, протокормы с несколькими точками роста или же группы протокормов. Описанные пути развития характерны для структур, находящихся в фазе дифференциации апекса побега. На более поздних стадиях развития чаще всего происходит органогенез.

В ходе дальнейшего роста протокорма наблюдаются дифференциация листовых примордиев и развитие проводящей системы (*19*). Несколько позже адвентивно и эндогенно закладывается корень (*20—21*). Через 6—7 месяцев культивирования формируется проросток, готовый к пересадке в субстрат.

Для цимбидиума, так же как и для многих других видов орхидных, характерно явление полиэмбрионии. В этом случае большое число эмбриоидов образуется из различных клеток семяпочки и самого зародыша. Процесс же формирования нескольких точек роста на протокорме, вероятно, не следует рассматривать как своеобразную форму полиэмбрионии, как это делают некоторые авторы (Поддубная-Арнольди, 1976; Терёхин, 1977, и др.), так как образование эмбриоидов осуществляется определенным путем морфогенеза (эмбриоидогенезом), отличным от процесса гемморизогенеза, имеющего место в протокорме. Большое число протокормов, образующихся в процессе семенного воспроизведения орхидных, обеспечивает возможность перехода их на вегетативный способ размножения уже на самых ранних этапах онтогенеза (рис. 1, *II*, *III*).

Скорость прорастания и число проросших семян зависят не только от стадии изоляции зародыша из плода, но и от месторасположения семян внутри



Система полового воспроизведения орхидных (*I*, *II*, *III* — возможные способы развития протокорма).

плода. По нашим наблюдениям, лучшие результаты дает культивирование семян и изолированных зародышей из среднего и нижнего ярусов коробочки (см. таблицу). Срок прорастания составляет соответственно 10—15 и 18—23 дня.

Зависимость прорастания семян *Cymbidium* hybridum от их положения в плоде

Положение в плоде	Характеристика семян			
	размер семян, мм	процент прорастания	размер выделенных зародышей, мм	процент прорастания
Верхний ярус	0.9—1.3	82.57	0.11—0.25	55.75
Средний ярус	1.3—1.5	98.00	0.3—0.35	91.25
Нижний ярус	1.1—1.3	96.00	0.25—0.30	89.30

Семена среднего и нижнего ярусов отличаются более крупными размерами и более выраженной гистологической дифференциацией на две зоны (апикальную и базальную), в отличие от семян верхнего яруса, что, по-видимому, объясняется неравномерным притоком и интенсивностью использования питательных веществ. Таким образом, разнокачественность семян, расположенных в разных ярусах коробочки, оказывает значительное влияние на развитие семян.

Обсуждение

Проведенные исследования показали высокую степень надежности системы воспроизведения цимбидиума. Процессы воспроизведения являются одной из важнейших составных частей общей системы надежности организма, популяции и вида, имеющей различные выражения на разных этапах онтогенеза растения и проявляющейся на клеточном, тканевом и организменном уровнях. При этом, как показал анализ литературных и собственных данных, на всех этапах онтогенеза у организма имеются определенные резервы, которые реализуются различными морфогенетическими путями (Батыгина, Маметьева, 1976; Батыгина и др., 1978).

Одним из основных проявлений системы надежности воспроизведения является тотипотентность клеток растительного организма. Это свойство дает возможность многовариантного решения способов воспроизведения растений (половое размножение, вегетативное размножение, апомиксис и вариации этих процессов). Сопряженный анализ путей морфогенеза in vivo и in vitro позволяет подойти к познанию эволюционных изменений способов воспроизведения в естественных условиях с позиции теории надежности (Батыгина, Маметьева, 1976). Оказалось, что у некоторых групп растений (пеоны, орхидеи, паразитные и др.) для воспроизведения потомства выработалась определенная система сменяющих друг друга путей морфогенеза, точнее, произошла перестройка с одного пути на другой, имеющая место на самых ранних этапах развития спорофита. Так, культивирование разновозрастных зародышей цимбидиума в условиях in vitro показало наличие в системе полового воспроизведения своеобразной структуры, называемой протокормом и обеспечивающей возможность перехода на вегетативный способ размножения. Ярко выраженная способность протокормов продуцировать себе подобные в результате многочисленных делений свидетельствует о несомненной тенденции данной структуры к вегетативному размножению, которое может происходить двумя способами: путем образования групп протокормов, связанных между собой основаниями (рис. 1, *II*), или же протокормов неправильной формы с несколькими точками роста (рис. 1, *III*), при делении которых вновь возникают подобные структуры.

Биология развития орхидных свидетельствует о высокой степени тотипотентности спорофита и о наличии системы резервов (огромное число семян, протокормов, туберидиев, большое число зародышей в семени и т. д.), которые могут реализовываться в критических ситуациях.

Если рассматривать растение как саморегулирующуюся систему, стремящуюся к выживанию, то такие явления, как апомиксис, полиэмбриония, высо-

кая пластичность клеток вегетативных органов, можно рассматривать как резервы, имеющиеся у вида, не допускающие отказов в системе надежности воспроизведения в экстремальных условиях, приводящих к гибели вида при нарушении полового процесса, т. е. нормального пути воспроизведения.

Культивирование in vitro семян и изолированных зародышей цимбидиума, выделенных из коробочек разной степени зрелости, показало их высокую жизнеспособность еще задолго до созревания плодов. Ряд авторов (Поддубная-Арнольди, Селезнева, 1953, 1957; Черевченко и др., 1982) считают, что способность семян из незрелых коробочек к прорастанию связана с их более ранним созреванием по сравнению с плодами. Однако с биологической точки зрения плод представляет собой сложную, интегрированную и высокоскоррелированную систему и его дальнейшее развитие после созревания семян маловероятно. В то же время известно, что семена многих видов цветковых растений приобретают способность к прорастанию до достижения полной зрелости. Это явление основано на способности не вполне развитых зародышей к автономному развитию (Батыгина, Васильева, 1979, 1980; Batygina, Vasilyeva, 1983; Батыгина, Бутенко, 1981). Вероятно, наблюдаемые факты прорастания семян и изолированных зародышей, выделенных из плодов через 195 дней после опыления, при периоде их созревания около 245 дней (Черевченко и др., 1982) можно объяснить тем, что зародыши приобретают способность к автономному развитию, которая проявляется у цимбидиума, начиная со стадии глобулярного недифференцированного зародыша. Используя явление автономности развития зародыша, можно значительно ускорить процесс размножения орхидей в искусственных условиях.

Результаты настоящего исследования показали, что для цимбидиума, так же как и для многих других видов орхидей, характерно образование глобулярного не дифференцированного на органы зародыша, у которого отсутствуют семядоли. В связи с полученными результатами, а также с последними литературными данными (Jacques-Félix, 1982; Guignard, 1984, и др.) можно полагать, что у орхидных зародыш бессемядольный. Однако необходимо дальнейшее исследование эмбриогенеза у ряда видов с разной степенью дифференциации зародыша, например, таких, как *Thunia*, *Bletilla* и др.

ЛИТЕРАТУРА

Батыгина Т. Б., Бутенко Р. Г. Морфогенетические потенции зародыша покрытосемянных растений (на примере представителей рода *Paeonia* сем. *Paeoniaceae*). — Бот. журн., 1981, т. 66, № 11, с. 1531—1548. — *Батыгина Т. Б., Васильева В. Е.* Поведение зародышей некоторых покрытосемянных в культуре in vitro. III Всес. конф. «Культура клеток растений». Абовян: Изд-во АН АрмССР, 1979, с. 129—130. — *Батыгина Т. Б., Васильева В. Е.* Система воспроизведения у орхидных. Тез. докл. Всес. симп. «Охрана и культивирование орхидей». Таллин, 1980, с. 107—110. — *Батыгина Т. Б., Васильева В. Е., Маметьева Т. Б.* Проблемы морфогенеза in vivo и in vitro. Эмбриоидогенез у покрытосемянных растений. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 1, с. 87—111. — *Батыгина Т. Б., Маметьева Т. Б.* Тотипотентность клеток растительного организма в системе надежности воспроизведения покрытосемянных. Матер. Моск. совещ. по филогении растений. М.: Наука, 1976, с. 15—16. — *Дженсен У.* Ботаническая гистохимия. М.: Мир, 1965. 374 с. — *Здруйковская-Рихтер А. И.* Культура изолированных зародышей и пути ее применения в биологических исследованиях. I Всес. конф. «Культура изолированных органов, тканей и клеток растений». М.: Наука, 1970, с. 20—30. — *Здруйковская-Рихтер А. И.* Культура изолированных зародышей и некоторые другие приемы выращивания растений in vitro. Методические рекомендации. М.: Изд-во ВАСХНИЛ, 1974. 62 с. — *Иоффе М. Д., Жукова Г. Я.* Культура изолированных зародышей покрытосемянных растений на искусственной питательной среде. — Бот. журн., 1965, т. 50, № 8, с. 1157—1182. — *Кушнир Г. П., Будак В. Е., Лаврентьева А. Н.* Питательная среда для проращивания семян орхидей. А. с. 816 338 (СССР). — Опубл. в БИ, 1981, № 12. — *Паушева З. П.* Практикум по цитологии растений. М.: Колос, 1980. 287 с. — *Поддубная-Арнольди В. А.* Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М.: Наука, 1976. 496 с. — *Поддубная-Арнольди В. А., Селезнева В. А.* Выращивание орхидей из семян. — Тр. Гл. бот. сада АН СССР, 1953, т. 3, с. 106—124. — *Поддубная-Арнольди В. А., Селезнева В. А.* Орхидеи и их культура. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 174 с. — *Терёхин Э. С.* Паразитные цветковые растения. Л.: Наука, 1977. 218 с. — *Терёхин Э. С., Никитичева З. И.* Постсеменное развитие паразитных *Angiospermae*. Метаморфоз. — Бот. журн., 1968, т. 53, № 1, с. 39—57. — *Черевченко Т. М., Кушнир Г. П., Лаврентьева А. Н. и др.* Методические рекомендации по массовому размножению орхидей. Киев: Изд-во Минжилкомхоз, 1982. 54 с. — *Batygina T. B., Vasilyeva V. E.* System of reproduction of *Orchidaceae* (on example of *Dactylorhyza maculata* L. Soó). In: Fertilization and embryogenesis in ovulated plants. Bratislava (Czecho-

slovakia), 1983, p. 27—33. — *Guignard J. L.* Le cotylédon des Monocotylédones. — Bul. Mus. Nat. Hist. Nat., Paris, 4e sér., sect. B, Adansonia, 1984, N 1, p. 19—27. — *Jacques-Félix H.* Les Monocotylédones n'ont pas de cotylédon. — Bul. Mus. Nat. Hist. Nat., Paris, 4e sér., sect. B, Adansonia, 1982, N 4, p. 3—40.— *Rao A. N.* Histogenesis and organogenesis in orchid seedlings — a brief review. — Seminar on plant cell, tissue and organ cultures. University of Delhi, India, 1967, p. 71—74. — *Nishimura G.* Comparative morphology of *Cattleya* and *Phalaenopsis* (*Orchidaceae*) seedlings. — Bot. Gaz., 1981, v. 142, N 3, p. 360—365. — *Raghavan V.* Experimental embryogenesis in vascular plants. London: Acad. Press, 1976. 603 p. — *Veyret Y.* Embryogènie comparée et blastogènie chez les *Orchidaceae—Monandrae*. Paris, 1965. 106 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 26 III 1985.

УДК 581:8 : 581.44 : 582.635.1

Бот. журн., т. 70, № 12

Н. Г. Закорко

АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЧЕРЕШКА ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *ULMACEAE* S. STR.

N. G. ZAKORKO. ANATOMICAL FEATURES OF THE PETIOLAR STRUCTURE IN THE FAMILY *ULMACEAE* S. STR.

Исследованы черешки у представителей всех 6 родов сем. *Ulmaceae* s. str. (10 видов). У всех видов отмечен кольцевой тип проводящей системы. Различия наблюдаются в характере механических тканей, наличии одиночных кристаллов, друз, а также клеток с окрашенным содержимым. Анатомические данные позволяют предполагать обособленность сем. *Ulmaceae* (s. str.) в порядке *Urticales*.

Сем. *Ulmaceae* Mirb. объединяет небольшую, но очень сложную в таксономическом отношении группу растений. Состав и родственные связи этой группы широко обсуждались и до сих пор обсуждаются в ботанической литературе. Существуют две точки зрения на ее классификацию. Согласно первой, семейство принимается в широком смысле, включая два подсемейства — *Ulmoideae* Engl. и *Celtidoideae* Engl. В то же время ряд исследователей придерживаются другой точки зрения, принимая сем. *Ulmaceae* в узком смысле. D. N. F.Link (1831) на основании рода *Celtis* L. описал сем. *Celtidaceae*. Самостоятельность семейства признавали многие систематики прошлого века (Meisner, 1836; Endlicher, 1837; Walpers, 1852; Blume, 1854). В наше время эту точку зрения признают и обосновывают ряд исследователей (Куприянова, 1965; Грудзинская, 1967, 1979; Черник, 1977; Giannasi, 1978). Палинологи (Wodehouse, 1935; Куприянова, 1962, 1965; Zavada, 1983) отмечают, что существуют различия в строении пыльцевых зерен, соответствующие типам «Ulmus» и «Celtis». Л. А. Куприянова (1965) на основании строения пыльцы предложила восстановить сем. *Celtidaceae* Link. Монограф семейства И. А. Грудзинская (1967, 1979) рассматривает семейства *Ulmaceae* и *Celtidaceae* как самостоятельные, считает ильмовые по незавершенности редукционных процессов в цветке и другим особенностям более обособленными по сравнению с другими семействами в порядке *Urticales*. В. В. Черник (1977) указывает, что анатомо-морфологические признаки цветка, в частности строение гинецея и его проводящей системы, свидетельствуют о более высокой эволюционной продвинутости сем. *Celtidaceae* по сравнению с сем. *Ulmaceae*.

M. Zavada (1983), исследуя пыльцу 32 видов из 17 родов сем. *Ulmaceae* s. l., показал, что особенности строения пыльцевых зерен являются родовым признаком. Он подтверждает правильность признания Грудзинской сем. *Celtidaceae* s. str. и присоединяется к ее мнению, что филогенетически это семейство стоит ближе к сем. *Moraceae* Link, чем к сем. *Ulmaceae*.

Сложность в таксономическом отношении данной группы растений и недостаточность сведений об анатомических особенностях вегетативных органов,

которые помогли бы уточнить систематику, побудили нас исследовать структуру черешка. Мы попытались выяснить возможность использования анатомических особенностей строения черешков в систематике сем. *Ulmaceae*.

Таксономическое значение этого признака в настоящее время не оспаривается. Его все чаще используют в качестве диагностического в систематике при выяснении родственных связей как между отдельными семействами, так и внутри семейств на родовом и видовом уровнях (Hare, 1944; Матюшенко, 1949; Кикнадзе, 1955; Howard, 1962; Анели, 1962, 1978; Туманян, 1963; Dickison, 1969; Пименов, Сдобнина, 1975; Мелинг, 1980, и др.).

Сведений по анатомической структуре черешков сем. *Ulmaceae* крайне мало (Metcalfe, Chalk, 1959; Kachroo, Bhat, 1981).

Мы исследовали черешки у 10 видов сем. *Ulmaceae* s. str.: *Ulmus laevis* L., *U. campestris* L., *U. americana* L., *U. alata* Michx., *U. crassifolia* Nutt., *Holoptelea integrifolia* Planch., *Hemiptelea davidii* Planch., *Zelkova carpinifolia* (Pall.) C. Koch., *Phyllostylon rhamnoides* Taub., *Planera aquatica* (Walt.) J. F. Gmel.

Сем. *Ulmaceae* мы принимаем в узком смысле. По представлениям Грудзинской (1979), оно включает 6 родов: *Ulmus* L., *Holoptelea* Planch., *Phyllostylon* Capanema, *Planera* J. F. Gmel., *Hemiptelea* Planch. и *Zelkova* Spach.

Материал для исследований был любезно предоставлен нам Грудзинской. Это гербарий и фиксированный материал, собранный ею во время экспедиций на Кубу, а также гербарные образцы, хранящиеся в коллекциях Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Частично использовались личные сборы автора в Крыму и лесостепной части Украины.

Гербарный материал предварительно разваривали в воде в течение 5—20 мин, затем выдерживали в размягчающей смеси: спирт, глицерин, вода в соотношении 1 : 1 : 1 в течение 15—30 дней. Иногда части растений для исследований фиксировали в 70 %-ном спирте.

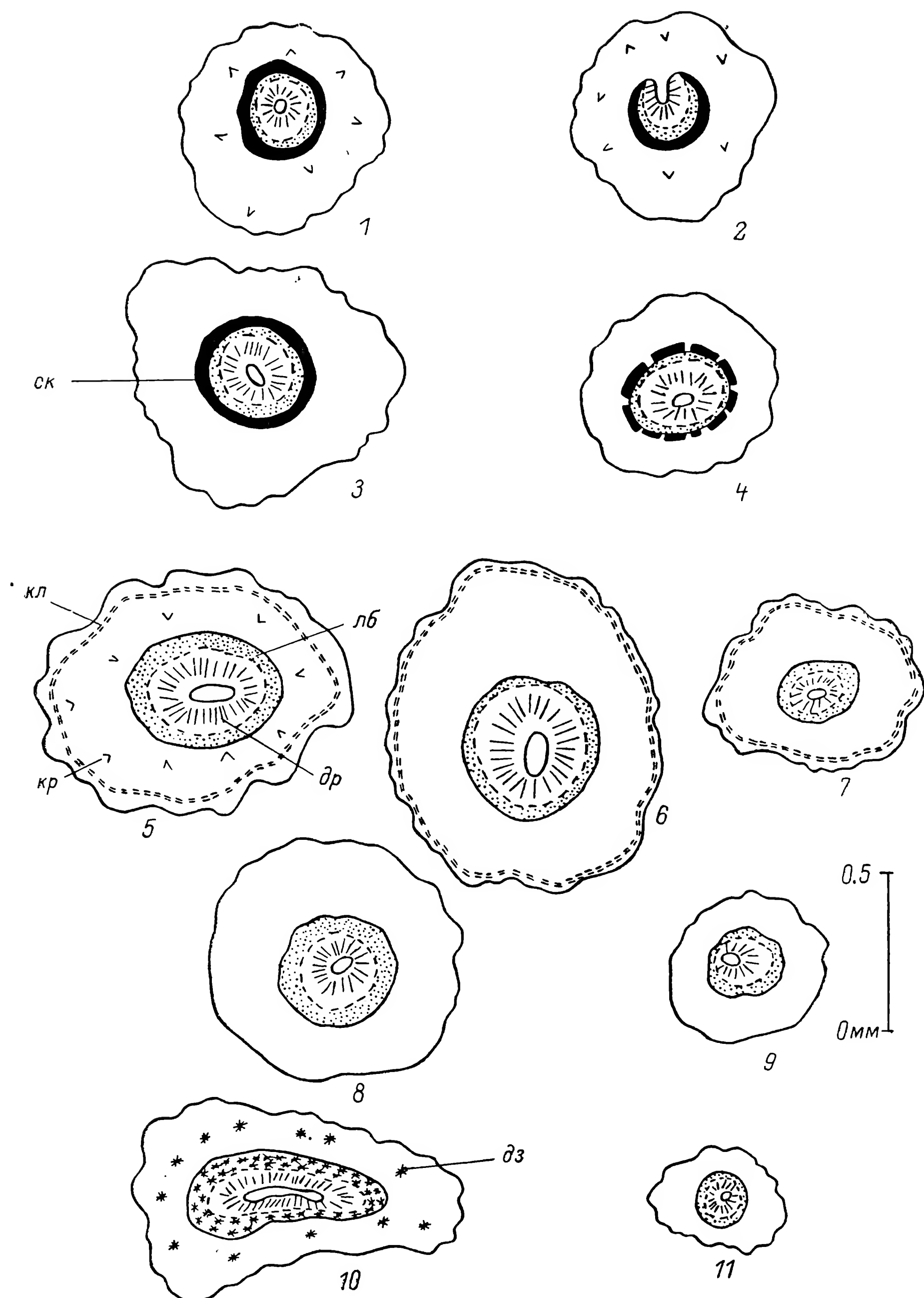
Поперечные срезы делали бритвой от руки в средней части черешка, где структура его наиболее постоянна. Окрашивание срезов проводили слабым водным раствором сафранина, после чего временные или постоянные микропрепараты в 3—5-кратной повторности изготовляли по общепринятой методике. Изучение препаратов проводили на световых микроскопах. Рисунки делали с помощью рисовальных аппаратов РА-4 и РА-6.

При изучении обращали внимание на: 1) форму черешка, 2) опушение, 3) тип проводящей системы, 4) типы механических тканей и характер их расположения, 5) наличие одиночных кристаллов или друз, 6) окраску и характер расположения в черешке клеток с окрашенным содержимым. Среди всех этих признаков, несомненно, наибольшее диагностическое значение имеют тип проводящей системы и характер механических тканей.

Как показали исследования, черешки всех родов сем. *Ulmaceae* s. str. характеризуются округлой формой и кольцевым типом проводящей системы, который многие считают наиболее примитивным для покрытосеменных растений (Hare, 1944; Howard, 1962). Исключение составляет только один род *Zelkova*. У изученного единственного вида этого рода *Z. carpinifolia* наряду с кольцевым типом проводящей системы иногда встречается незамкнутое или разорванное кольцо. Интересно, что этот род и по морфологическим признакам (Грудзинская, 1979), анатомии плодов и спермодермы (Черник, 1980) занимает особое положение в сем. *Ulmaceae*.

Развитие и распределение механических тканей в черешках сем. *Ulmaceae* оказались различными. Наличие механических тканей характерно для наиболее примитивно устроенных групп растений (Анели, 1962; Howard, 1962; Dickison, 1969; Корешева, 1970). По наличию механических тканей все изученные роды можно разделить на три группы.

Первая группа, объединяющая роды *Phyllostylon*, *Hemiptelea*, *Zelkova* (см. рисунок, *1—4*), характеризуется развитием склеренхимы. Мощность склеренхимы, развивающейся вокруг проводящей ткани, у представителей всех изученных родов различна. Так, у *Z. carpinifolia* и *H. davidii* она представлена 4—5 рядами клеток. У *Ph. rhamnoides* склеренхима образует прерывистое кольцо из двух рядов клеток. Колленхима у этих видов отсутствует. В черешках всех видов этой группы встречаются клетки с окрашенным содержимым.



Анатомическое строение черешков у представителей сем. *Ulmaceae* s. str.

1, 2 — *Zelkova carpinifolia*; *3* — *Hemiptelea davidii*; *4* — *Phyllostylon rhamnoides*; *5* — *Ulmus campestris*; *6* — *U. laevis*; *7* — *U. americana*; *8* — *U. crassifolia*; *9* — *U. alata*; *10* — *Holoptelea integrifolia*; *11* — *Planera aquatica*. *кл* — колленхима, *кр* — кристаллы, *дз* — друзы, *др* — древесина, *ск* — склеренхима, *лб* — луб.

Располагаются они в основной ткани, а у видов рода *Phyllostylon* и у *Z. carpinifolia* — и в эпидерме, у *H. davidii* — в незначительном количестве в лубе и сердцевине.

Характеризуется эта группа родов также и большим числом одиночных кристаллов или друз в основной ткани. У *Ph. rhamnoides* и *H. davidii* встречаются друзы, а у *Z. carpinifolia* — только одиночные кристаллы. Черешки, как правило, опушены одноклеточными простыми линейными волосками. Степень опушения различна: незначительная у *H. davidii* и интенсивная у *Z. carpinifolia*.

Виды рода *Ulmus* составляют вторую группу (см. рисунок, *5—9*). В черешках этой группы склеренхимы нет, но для большинства видов характерно развитие колленхимы различной мощности. Наибольшей степени развития колленхима достигает у *U. campestris* — 3—4 слоя клеток, у *U. americana* — 2 слоя, у *U. laevis* — 1—2 слоя, а у *U. alata* и *U. crassifolia* колленхимы нет.

Клеток с окрашенным содержимым у видов рода *Ulmus* несравненно больше, чем у представителей родов первой группы. Клетки с содержимым коричневого цвета имеют виды *U. alata*, *U. campestris*, *U. laevis*, и встречаются они в эпидерме, лубе, древесине и частично — в основной ткани. Клетки с содержимым ярко-оранжевой окраски обнаружены у *U. americana* в основной ткани, лубе, паренхиме древесины. У *U. crassifolia* значительное количество таких клеток сконцентрировано в основной ткани и сердцевине, меньше — в эпидерме и проводящей ткани. Только у одного вида *U. campestris* обнаружены одиночные кристаллы в основной ткани. Кристаллические включения у всех изученных видов рода *Ulmus* отсутствуют.

Многие виды ильмов имеют опушение. У черешков ксерофитного вида *U. alata* интенсивное опушение, несколько слабее оно развито у *U. crassifolia*, совсем незначительно — у *U. laevis* и *U. campestris*; у *U. americana* опушена лишь верхняя сторона черешка.

Третья группа, включающая виды двух родов — *Holoptelea integrifolia* и *Planera aquatica* — не имеет в черешках ни колленхимы, ни склеренхимы (см. рисунок, *10*, *11*). Для нее характерно наличие основной ткани с сильно утолщенными клеточными оболочками (колленхиматозная паренхима). У *P. aquatica* по всему срезу располагаются клетки с содержимым коричневого цвета, у *H. integrifolia* клетки с содержимым ярко-оранжевого цвета находятся в паренхиме древесины и сердцевины. Обильное развитие друз в лубе отличает последний вид не только от *P. aquatica*, но и от всех других изученных видов семейства. Опушение черешка незначительное у *H. integrifolia* и интенсивное у *P. aquatica*.

Таким образом, можно выделить следующие основные особенности анатомического строения черешков листьев в сем. *Ulmaceae* s. str.

1. У представителей всех родов семейства развивается кольцевой тип проводящей системы в отличие от арочного и дискретного типов, характерных для *Celtidaceae* (как установлено нашими исследованиями — Закорко, 1983) и преобладающих в других семействах порядка *Urticales* (кроме *Camnabaceae*).

2. Роды сем. *Ulmaceae* различаются по характеру и степени развития механических тканей в черешке:

— у видов родов *Zelkova*, *Phyllostylon* и *Hemiptelea* вокруг проводящей ткани черешка хорошо развита склеренхима;

— у представителей родов *Ulmus*, *Holoptelea* и *Planera* склеренхимы в черешках нет;

— в пределах рода *Ulmus* колленхима развита в черешках у видов *U. campestris*, *U. americana*, *U. laevis*; виды *U. alata* и *U. crassifolia* колленхимы в черешках не имеют;

— в черешках у видов родов *Holoptelea* и *Planera* образуется колленхиматозная паренхима.

Таким образом, указанные отличительные особенности строения черешков в таксономически сложном сем. *Ulmaceae* выражены очень четко и могут служить дополнительными диагностическими признаками как для обособления семейства в целом, так и для разграничения таксонов внутри семейства.

В заключение автор благодарит И. А. Грудзинскую и Л. К. Шабес за ценные советы при выполнении работы и написании статьи.

ЛИТЕРАТУРА

Анели Н. А. Анатомия проводящей системы побега и систематика растений: Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. Тбилиси, 1962. 30 с. — *Анели Н. А.* К вопросу классификации пучковых агрегатов покрытосеменных растений. — В кн.: Тр. Ин-та фармакохимии АН ГССР, 1973, сер. 1, вып. 12, с. 142—149. — *Грудзинская И. А.* *Ulmaceae* и обоснование выделения *Celtidoideae* в самостоятельное семейство *Celtidaceae* Link. — Бот. журн., 1967, т. 52, № 12, с. 1723—1749. — *Грудзинская И. А.* Семейство *Ulmaceae* Mirb. (систематика, география, во-

просы органогенеза): Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. Л., 1979. 39 с. — *Закорко Н. Г.* Анатомическая структура черешков у представителей семейств *Ulmaceae* и *Celtidaceae.* — Тез. докл. VII делегат. съезда ВБО. Л.: Наука, 1983, с. 240. — *Кикнадзе Г. С.* Опыт изучения филогении *Umbelliferae* Moris : Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1955. 15 с. — *Корешева Р. Н.* Сравнительно-анатомическое исследование некоторых видов сем. *Grossulariaceae.* — Бот. журн., 1970, т. 55, № 12, с. 1783—1796. — *Куприянова Л. А.* Палинологические данные к систематике порядков *Fagales* и *Urticales.* — В кн.: К первой международной палинологической конференции (Таксон, США). М.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 17—25. — *Куприянова Л. А.* Палинология сережкоцветных. М.; Л.: Наука, 1965. 215 с. — *Матюшенко А. Н.* Значение строения черешков для систематики растений. — В кн.: Работы научного студенческого общества. Воронеж: Изд-во Воронеж. пед. ин-та, 1949, с. 35—46. — *Мелинг Э. В.* Анатомическое строение черешков у видов родов *Trachethus* O. Ktze.; *Lindelofia* Lehm.; *Solenanthus* Ledeb. (сем. *Boraginaceae* Juss.). — Изв. АН ТаджССР, 1980, Отд. биол. науки, № 1, с. 20—25. — *Оганезова Г. Г.* Анатомическая структура четырех видов *Artemisia* из ряда *Maritimae* (*Asteraceae*). — Бот. журн., 1981, т. 66, № 9, с. 1293—1299. — *Пименов М. Г., Сдобнина Л. И.* Особенности анатомического строения черешка листа у видов *Seseli* L. и их таксономическое значение. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 10, с. 1479—1490. — *Трифонова В. И.* Сравнительно-анатомическое исследование черешка некоторых представителей родов *Consolida* (DC.) S. F. Gray, *Aconitella* Spach, *Delfinium* L. и *Aconitum* L. (*Ranunculaceae*). — Бот. журн., 1977, т. 62, № 6, с. 866—876. — *Туманян С. А.* Анатомия листа двудольных и ее значение для систематики. — Изв. АН АрмССР, 1963, Биол. науки, т. 16, № 11, с. 3—12. — *Черник В. В.* Анатомо-морфологические особенности строения репродуктивных органов представителей семейств *Ulmaceae* Mirb. и *Celtidaceae* Link: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1977. 16 с. — *Черник В. В.* Особенности строения и развития перикарпия представителей семейств *Ulmaceae* и *Celtidaceae.* — Бот. журн., 1980, т. 65, № 4, с. 521—531. — *Blume K. G.* Museum botanicum Lugduno-Batavum, pars 2. Paris, 1854. 256 p. — *Dickison W. C.* Comparative morphological studies in *Dilleniaceae.* I. Wood anatomy. — Arnold Arbor., 1969, vol. 48, N 1, p. 1—29. — *Endlicher S. L.* Genera plantarum. Vindobonae, 1837. 1483 p.— *Erdman G.* Literature on palynologie. — Grana palynologie, N. S., 1954, vol. 1, N 1, p. 17—45. — *Giannasi D. E.* Generio relationships in the *Ulmaceae* based on flavonoid chemistry.— Taxon, 1978, vol. 27, N 4, p. 331—334.— *Hare L. C.* The anatomy of the petiole and its taxonomic value.— Proc. Lin. Soc., London, 1944, t. 155, Part 3, p. 223—229. — *Howard R. A.* The vascular structure of the petiole as a taxonomic character: advances in horticulatoral science and their application. Oxford e. t. c., 1962, vol. 3, p. 7—13. — *Kachroo P., Bhat M. L.* Leaf anatomy in taxonomy of *Urticales.* — Econ. Tax. Bot., 1981, N 2, p. 43—63.— *Link D. H. F.* Handbuck zur Erkennung der nutzbarsten und am häufigsten vorkommenden Gewächse. Berlin: In der Haude und Spenerschen Buchhandlung (S. H. Josephy), 1831. 533 S. — *Meisner C. F.* Plantarum vascularium genera. Lipsiae, 1836. 442 p. — *Metcalf C. R., Chalk L.* Anatomy of the dicotyledons. Vol. 2. Oxford: Clarendon Press, 1950, p. 1244—1279. — *Walpers W. G.* Annales botanices sistematicae. Vol. 3. Lipsiae: Sumtibus Ambrosii Abel, 1852. 1168 p. — *Wodehouse R. P.* Pollen grains. N. Y.; London: McGrav-Hill, 1935. 556 p. — *Zavada M.* Pollen morphology of *Ulmaceae.* — Grana, 1983, N 22, p. 23—30.

Ленинградский педагогический институт.

Получено 22 XI 1984.

УДК 581.821 : 581.45 : 582.89

Бот. журн., т. 70, № 12

Т. А. Остроумова

СТРУКТУРА ЭПИДЕРМЫ ЛИСТА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *ELAEOSTICTA* (*UMBELLIFERAE*)

T. A. OSTROUMOVA. STRUCTURE OF THE LEAF EPIDERMIS IN SOME SPECIES OF THE GENUS *ELAEOSTICTA* (*UMBELLIFERAE*)

Листья 18 изученных видов рода *Elaeosticta* амфистоматические, несут преимущественно аномоцитные и гемипарацитные устьица. Виды различаются по соотношению типов устьиц и по форме антиклинальных стенок клеток эпидермы (прямые или волнистые). Указанные признаки коррелируют с формой конечных долей листа и не связаны с подразделением рода на секции и с распространением видов по высотным поясам растительности.

Морфологии устьичного аппарата зонтичных посвящен ряд работ M. Guyot (1965, 1971; Guyot e. a., 1980), изучившего более 200 видов. Описания устьичных аппаратов этого семейства имеются и у других авторов (Cauwet-Marc, 1976; Shah, Abrahamn, 1981). Исследователи отмечают диагностическую и таксономическую ценность стоматографических признаков. Показано относитель-

ное постоянство признаков устьичного аппарата внутри одних родов, например *Daucus*, *Torilis*, *Aphanopleura* (Guyot e. a., 1980), и разнообразие в других: *Bupleurum* (Cauwet-Marc, 1976) и *Eryngium* (Guyot, 1978).

В последнее время (Клюйков и др., 1976; Пименов и др., 1981) род *Elaeosticta* подробно изучали в таксономическом отношении. Род содержит 25 видов, распространенных в восточной части древнего Средиземноморья. Все виды имеют одинаковую жизненную форму — эфемероиды-геофиты, однако сведения по структуре эпидермы у представителей этого рода в литературе отсутствуют и поэтому не могли быть использованы при его критической ревизии.

Происхождение материала. *Elaeosticta alaica* (Lipsky) Kljuykov, M. Pimen. et V. Tichomirov: Узбекистан, пос. Сох; *E. bucharica* (Korov.) Kljuykov, M. Pimen. et V. Tichomirov: Таджикистан, пос. Варзоб; *E. ugamica* (Korov.) Korov.: Киргизия, р. Чаткал; *E. vvedenskyi* (R. Kam.) Kljuykov, M. Pimen. et V. Tichomirov: Узбекистан, хр. Актау, хр. Нуратау; *E. transitoria* (Korov.) Kljuykov, M. Pimen. et V. Tichomirov: Казахстан, Таласский хребет; Таджикистан, Моголтау; *E. seravschanica* Kljuykov et M. Pimen.: Узбекистан, пос. Ургут; *E. paniculata* (Korov.) Kljuykov et M. Pimen.: Узбекистан, р. Аякчидарья; *E. conica* Korov.: Узбекистан, хр. Сакыртма; *E. glaucescens* (DC). Boiss.: Армения, г. Суренаван; *E. knorringiana* (Korov.) Korov.: Киргизия, пос. Афлатун; *E. samarkandica* (Korov.) Kljuykov, M. Pimen. et V. Tichomirov: Таджикистан, г. Бекабад; *E. polycarpa* (Korov.) Kljuykov, M. Pimen. et V. Tichomirov: Таджикистан, хр. Бабатаг; *E. platyphylla* (Korov.) Kljuykov, M. Pimen. et V. Tichomirov: Туркмения, Бадхыз; *E. hirtula* (Regel et Schmalh.) Kljuykov, M. Pimen. et V. Tichomirov: Таджикистан, р. Арх, хр. Ходжа-Казиан, р. Кызылсу, верховья р. Варзоб; оз. Искандеркуль; Узбекистан, перевал Таллы, Кайнактау, Чаткальский хребет; Киргизия, перевал Чийирчик; *E. transcaspica* (Korov.) Kljuykov, M. Pimen. et V. Tichomirov: Туркмения, Бадхыз; *E. ferganensis* (Lipsky) Kljuykov, M. Pimen. et V. Tichomirov: Киргизия, р. Бешташ; *E. tschimganica* (Korov.) Kljuykov, M. Pimen. et V. Tichomirov: Киргизия, р. Кассансай; *E. allioides* (Regel et Schmalh.) Kljuykov, M. Pimen. et V. Tichomirov: Таджикистан, перевал Сурхоб; Туркмения, Копетдаг; Узбекистан, Зеравшанский хребет. Всего мы изучили 18 видов, встречающихся на территории СССР и представляющих все секции и подсекции рода *Elaeosticta*.

Конечные доли прикорневых или нижних стеблевых листьев мацерировали в 5 %-ном растворе KOH при комнатной температуре в течение 1—3 сут. Эпидерму отделяли иглой, промывали в воде и заключали в глицерин. Фотографирование проводили с помощью фазовоконтрастного микроскопа МБИ-11.

До сих пор нет общепринятой терминологии при описании устьиц, поэтому необходимо уточнить значение применяемых нами терминов. Эпидермальные клетки, примыкающие к замыкающим клеткам устьиц, мы называем околоустьичными. Если околоустьичные клетки отличаются от обычных эпидермальных клеток (по размеру, структуре и т. д.), мы называем побочными, а сходные с обычными эпидермальными — соседними. Побочной мы считали клетку, близкую по своим размерам к замыкающим клеткам устьиц и не имеющую волнистых стенок. Некрупную околоустьичную клетку с волнистыми стенками мы считали соседней. Среди устьичных комплексов изученных видов рода *Elaeosticta* встречаются все варианты перехода околоустьичных клеток от мелких побочных к обычным соседним.

У всех изученных видов над крупными жилками клетки эпидермы удлиненной формы с прямыми антиклинальными стенками, устьиц нет. На остальной поверхности эпидермы клетки более широкие, нередко с волнистыми стенками. Устьица имеются на обеих сторонах листа. Устьичные щели обычно ориентированы более или менее параллельно жилкам. У изученных нами видов рода *Elaeosticta* на листьях имеются несколько типов устьиц (рис. 1, *А*—*В*): 1) аномоцитные устьица, окруженные лишь соседними клетками; 2) устьица с одной мелкой побочной клеткой. Обычно побочная клетка располагается параллельно замыкающей клетке — гемипарацитный тип (Fryns-Claessens, Van Cotthem, 1973); 3) изредка встречается побочная клетка в полярном положении — гемидиацитный тип (Patel, 1979) (рис. 1, *3*). Редко встречаются устьица с двумя мелкими неравными побочными клетками, примыкающими друг к другу. Ано-

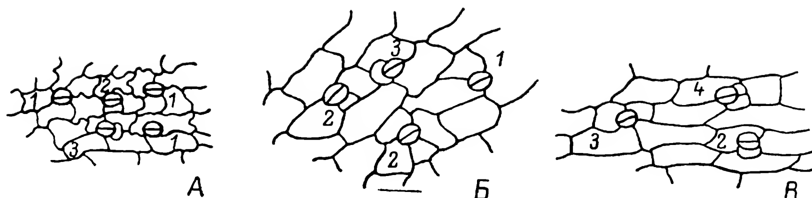


Рис. 1. Основные типы устьичного аппарата в роде *Elaeosticta* (×110).

1 — аномоцитный, 2 — гемипарацитный, 3 — гемидиацитный, 4 — с двумя побочными клетками. *А* — антиклинальные стенки эпидермы волнистые (*E. glaucescens*, Суренаван); *Б*, *В* — прямые или слабоизвилистые (*Б* — *E. hirtula*, Кайнактау; *В* — *E. transitoria*, Моголтау).

моцитные и гемипарацитные устьица имеют 3—4, реже — 5 околоустьичных клеток. Между этими типами нет резких границ: типичных анизоцитных устьиц, имеющих 3 побочные клетки, мы не встречали; 4) устьица с двумя околоустьичными клетками — диацитные и парацитные — у видов рода *Elaeosticta* встречаются очень редко.

Признаки эпидермы изученных образцов рода *Elaeosticta* представлены ниже. Виды расположены по системе М. Г. Пименова с соавторами (1981). Для каждого вида указана форма конечных долей листа — широкие (Ш) или узкие (У), а также преобладающий тип устьиц или сочетание типов: А — преобладание (более 70 %) аномоцитных устьиц; Г — преобладание гемипарацитных; АГ — равная встречаемость этих типов на одном листе. Приводится форма антиклинальных стенок клеток эпидермы — прямые или слабоизвилистые — П (рис. 1, *Б*, *В*), волнистые — В (рис. 1, *А*).

Sect. *Elaeosticta*. Subsect. *Elaeosticta*. *E. alaica* — У, АГ, В; *E. bucharica* — У, А, В; *E. ugamica* — У, А, В; *E. vvedenskyi* Ш, Г, П. Subsect. *Muretia*. *E. transitoria* — У, Г, П (рис. 1, *В*; см. таблицу, *А*); *E. seravschanica* — У, Г, П. Subsect. *Conicae*. *E. paniculata* — Ш, Г, П; *E. conica* — Ш, Г, П; *E. glaucescens* — У, АГ, В (рис 1, *А*); *E. knorringiana* — Ш, Г, П; *E. samarkandica* — Ш, Г, П. Subsect. *Polycarpae*. *E. polycarpa* — У, А, В (рис. 2, *А*). Subsect. *Platyphyllae*. *E. platyphylla* — У, Г, В. Sect. *Corymbosae*. Subsect. *Hirtulae*. *E. hirtula* — Ш, Г, П (см. таблицу, *Б*); исключение — образец с оз. Искандеркуль (см. таблицу, *В*, *Г*): Ш, АГ, прямые на нижней стороне листа, волнистые на верхней; *E. transcaspica* — Ш, Г, П; *E. ferganensis* — Ш, АГ, В. Subsect. *Tschimganicae*. *E. tschimganica* — Ш, А, В. Sect. *Allioides*. *E. allioides* — У, АГ, В (рис. 2, *Б*), за исключением образца с Зеравшанского хребта, имеющего прямые стенки.

Адаксиальная и абаксиальная стороны листа несут один тип устьиц. Внутривидовой изменчивости по признаку типа устьиц в роде *Elaeosticta* практически не существует. Единственное исключение — образец *E. hirtula* с оз. Искандеркуль, имеющий аномоцитные устьица, тогда как у всех остальных образцов *E. hirtula* преобладают гемипарацитные (см. таблицу, *Б*—*Г*). Образец *E. hirtula* с оз. Искандеркуль собран в относительно мезофильных условиях — в зарослях кустарника, тогда как остальной материал *E. hirtula* — на открытых, более сухих местах. По форме антиклинальных стенок эпидермальных клеток в большинстве случаев не различаются верхняя и нижняя стороны листа, лишь у образца с оз. Искандеркуль на верхней стороне стенки почти прямые, а на нижней — волнистые. Внутривидовая изменчивость по этому признаку отмечена также у *E. allioides*.

Связь эпидермальных признаков с таксономическим разделением рода *Elaeosticta* не выявлена. Виды с равным соотношением аномоцитных и гемипарацитных устьиц имеются во всех трех секциях, аномоцитные или гемипарацитные преобладают в секциях *Elaeosticta* и *Corymbosae*. В крупной подсекции *Conicae* имеются виды как с преобладанием гемипарацитных устьиц, так и с равным участием обоих типов, а в подсекциях *Elaeosticta* и *Hirtulae* отмечены все возможные соотношения типов устьиц.

Четкая связь структуры эпидермы с распределением видов по высотным поясам растительности также не отмечена. Вероятно, это объясняется тем, что

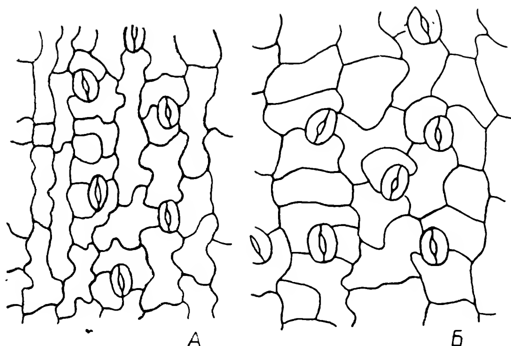


Рис. 2. Эпидерма листа (×200).
А — Elaeosticta polycarpa, Б — E. allioides.

все изученные виды являются эфемероидами и листья функционируют у них в сходных условиях освещенности и влажности. У видов, ограниченных в своем распространении полупустынным поясом (*E. conica* и *E. samarkandica*), преобладают гемипарацитные устьица.

В пределах рода выявляются определенные морфологические корреляции. Листья с узкими конечными долями могут иметь любое соотношение типов устьиц, а на листьях с широкими долями преобладают гемипарацитные устьица. Из видов с широкими долями лишь *E. tschimganica* имеет аномоцитные устьица, а *E. ferganensis* — равное соотношение аномоцитных и гемипарацитных. В большинстве случаев листья с широкими долями имеют прямые или слабоизогнутые антиклинальные стенки эпидермальных клеток. Признак прямых стенок эпидермальных клеток скоррелирован с гемипарацитными устьицами (исключение — *E. platyphylla* с волнистыми стенками и гемипарацитными устьицами), а волнистые стенки — с преобладанием или значительным участием аномоцитных устьиц.

Я благодарю Е. В. Клюйкова (МГУ) за предоставленный гербарный материал и консультации и М. А. Баранову (БИН, Ленинград) за помощь в освоении методики изучения и описания устьиц.

ЛИТЕРАТУРА

Клюйков Е. В., Пименов М. Г., Тихомиров В. Н. Elaeosticta Fenzl. — род семейства *Umbelliferae*, самостоятельный по отношению к *Scaligeria* DC. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1976, т. 81, вып. 6, с. 83—94. — *Пименов М. Г., Клюйков Е. В., Терехин А. Т., Девяткова Г. Н.* Разграничение родов геофильных зонтичных Средней Азии с помощью методов многомерной статистики. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 3, с. 328—340. — *Cauwet-Marc A.-M.* Biosystématique des espèces vivaces de *Bupleurum* L. (*Umbelliferae*) du bassin méditerranéen occidental. Thèse, fasc. 1. Perpignan, 1976. 426 p. — *Fryns-Claessens E., Van Cotthem W.* A new classification of the ontogenetic types of stomata. — Bot. Rev., 1973, vol. 39, N 1, p. 71—138. — *Guyot M.* Les types stomatiques et la classification des Ombellifères. — C. R. Acad. Sci. Paris, 1965, t. 260, N 13, p. 3739—3742. — *Guyot M.* Phylogenetic and systematic value of stomata of *Umbelliferae-Caucalideae*. — J. Linn. Soc., Bot., 1971, vol. 64, Suppl. 1, p. 199—214. — *Guyot M.* Intérêt études de phytodermologie dans la familie Ombellifères. — In: Ombellifères, contrib. pluridisciplin. syst. Actes 2e Symp. Int., Perpignan, 1977. Paris, 1978, p. 133—148. — *Guyot M., Cerceau-Larrival M.-Th., Carbonier-Jarreau M. C. e. a.* Corrélation entre types stomatiques et types polliniques dans la tribu des Caucalidées (Ombellifères). — Bul. Mus. Nat. Hist. Natur., Bot., 1980, t. 2, N 4, p. 341—385. — *Patel J. D.* A new morphological classification of stomatal complexes. — Phytomorphology, 1979, vol. 29, N 3—4, p. 218—229. — *Shah K., Abraham K.* On the structure and ontogeny of stomata in some umbellifers. — Phyton, 1981, vol. 21, N 2, p. 189—202.

Московский государственный университет.

Получено 10 II 1984.

УДК 581.8 : 581.45 : 582.717 (211.7) Бот. журн., т. 70, № 12

Г. М. Борисовская

АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ЛИСТЬЕВ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *SAXIFRAGA* (*SAXIFRAGACEAE*) ТУНДРЫ

G. M. BORISOVSKAYA. LEAF STRUCTURE IN SOME TUNDRA SPECIES OF THE GENUS *SAXIFRAGA* (*SAXIFRAGACEAE*)

Изучение строения листьев 12 видов рода *Saxifraga* Чукотки, Таймыра и Кольского п-ова из местообитаний различной влажности выявило различия в мезоморфном строении листьев. Отсутствие специализации в анатомическом строении листа у видов, приуроченных к относительно сухим и переувлажненным местообитаниям, а также у видов с широкой экологической амплитудой согласуется с выводами А. И. Толмачева об относительно позднем расселении видов рода *Saxifraga* в арктические области.

Анатомическое строение листа, отражающее приспособления к условиям освещения, водному режиму и другим факторам, позволяет углубить экологическую характеристику видов. Данное исследование предпринято с целью дополнить представления об особенностях адаптации растений, обитающих в суровых условиях Севера. В работах А. И. Толмачева (1960 и др.) с применением географического метода обосновано положение о мезофитном характере населяющих тундру видов в противовес точке зрения ряда экологов (Поплавская, 1937, и др.) о ксероморфности растений холодных областей.

Работ, в которых анатомическим методом изучают экологические особенности растений Крайнего Севера, немного. Организованная Э. Вармингом серия исследований охватывает представителей основных семейств арктической флоры, в том числе и сем. *Saxifragaceae* (Galløe, 1912). По-другому подошла к изучению экологии арктических видов В. В. Вихирева-Василькова (1966), которая, учитывая разнообразие экологических условий тундры, связанное с характером микрорельефа, почвы и другими особенностями, провела сравнительное исследование анатомического строения наиболее характерных видов из пяти основных типов местообитаний арктической тундры Якутии, различающихся по степени увлажненности, прогреваемости, дренированности и засоленности субстрата. Результаты работы подтверждают точку зрения о мезофитном характере арктической флоры. Это относится и к видам, обитающим на сравнительно сухих каменисто-щебнистых повышениях рельефа. Вихирева-Василькова считает, что можно говорить лишь об относительной ксероморфности этой экологической группы по сравнению с видами, приуроченными к более увлажненным местообитаниям, что выражается в толстостенности эпидермы, большей плотности палисадной ткани, суккулентности листьев.

При изучении приспособлений растений, обитающих в той или иной географической зоне, сопоставление видов, удаленных в систематическом отношении друг от друга, выявляет конвергентные признаки, характеризующие зону в целом, тогда как сравнение видов одного рода позволяет определить специфику адаптации близких таксонов к разным экологическим условиям. Выбор в качестве объектов исследования обитающих в тундре представителей одного рода определяется тем, что для тундры типична заметная неоднородность условий. Изучение близких видов, различающихся по экологии, может выявить специфические черты растений разных местообитаний.

Материал и исследование

Saxifraga L. — один из наиболее типичных родов для арктических флор (Толмачев, 1958). Во флоре Советской Арктики насчитывается 40 видов и подвидов камнеломок (Ребристая, 1984). Этот род занимает ведущее положение по числу видов в конкретных флорах арктических и типичных тундр (Полозова, Тихомиров, 1971; Матвеева, 1979).

Наиболее обширные сведения об анатомическом строении листьев видов рода *Saxifraga* приведены в работе О. Galløe (1912), который оценил их структуру как мезоморфную и пришел к заключению об относительности применения тер-

минов «ксерофиты» и «гидрофиты» к арктическим камнеломкам. Он подчеркнул, что строение их листа соответствует разделению рода *Saxifraga* на секции. В нашей работе изучены 7 видов, не описанных в статье Galløe, и 10 новых по сравнению с работой Вихиревой-Васильковой (1966).

В данной статье описано анатомическое строение листьев 12 видов рода *Saxifraga*, принадлежащих к 7 секциям. Секция *Micranthes* D. Don. (=секция *Boraphila* Engl.): *S. hieracifolia* Waldst. et Kit., *S. nelsoniana* D. Don., *S. nivalis* L., *S. tenuis* (Wahlenb.) H. Smith; секция *Saxifraga* L. (=секция *Nephrophyllum* Gaudin.): *S. cernua* L., *S. hyperborea* R. Br.; секция *Dactylites* Tausch.: *S. cespitosa* L.; секция *Hirculus* (Haw.) Tausch.: *S. platysepala* (Trautv.) Tolm.; секция *Xanthizoon* Grizeb.: *S. aizoides* L.; секция *Trachyphyllum* Gaudin: *S. funstonii* (Small) Fedde, *S. spinulosa* Adam; секция *Porphyrion* Tausch.: *S. oppositifolia* L. Среди изученных растений есть циркумполярные аркто-альпийские виды: *S. hieracifolia*, *S. nivalis*, *S. tenuis*, *S. cernua*, *S. hyperborea*, *S. cespitosa*, *S. oppositifolia*, циркумполярный высокоарктический *S. platysepala*, амфиатлантический аркто-альпийский *S. aizoides*, сибирско-западноамериканские арктические *S. funstonii*, *S. nelsoniana*, сибирский бореальный *S. spinulosa*.

Наряду с видами с широкой экологической амплитудой (*S. cernua*) исследованы виды, приуроченные к относительно сухим, хорошо дренированным местообитаниям (*S. cespitosa*, *S. funstonii*, *S. spinulosa*, *S. oppositifolia*), а также растущие в увлажненных местах (*S. aizoides*, *S. hieracifolia*, *S. hyperborea*, *S. nelsoniana*, *S. nivalis*, *S. platysepala*, *S. tenuis*). Характеристики местообитаний составлены на основании работ П. Н. Крылова (1931), А. И. Толмачева (1932, 1935, 1959), А. С. Лозино-Лозинской (1939), Т. Г. Полозовой, Б. А. Тихомирова (1971), Н. Е. Варгиной (1978), А. А. Скиткиной (1978), Н. В. Матвеевой (1979).

Виды рода *Saxifraga* частично (*S. aizoides*, *S. cespitosa*, *S. nivalis*, *S. oppositifolia*) были собраны автором в горной тундре Кольского п-ова вблизи Полярно-Альпийского ботанического сада. Материал с Чукотки (*S. funstonii*, *S. hyperborea*, *S. nelsoniana*) и Таймыра (*S. cernua*, *S. hieracifolia*, *S. nivalis*, *S. platysepala*, *S. spinulosa*, *S. tenuis*) был предоставлен сотрудниками лаборатории Крайнего Севера Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР.[1]

Изучение анатомии листа проводили на срезах средней части пластинки листа, сделанных на равном расстоянии от ее края и средней жилки. Чешуевидные листья резали целиком, а толщину их также измеряли на равном расстоянии от края листа и главной жилки.

При оценке признаков строения листа учитывали степень утолщения эпидермальных стенок и кутикулы, наличие устьиц на верхней и нижней эпидерме, число слоев мезофилла, его дифференциацию на палисадную и губчатую ткани, коэффициент палисадности мезофилла. Степень удлиненности палисадных клеток вычисляли как отношение высоты к ширине клеток. Парциальный объем межклетников определяли с помощью морфометрических сеток случайного шага.

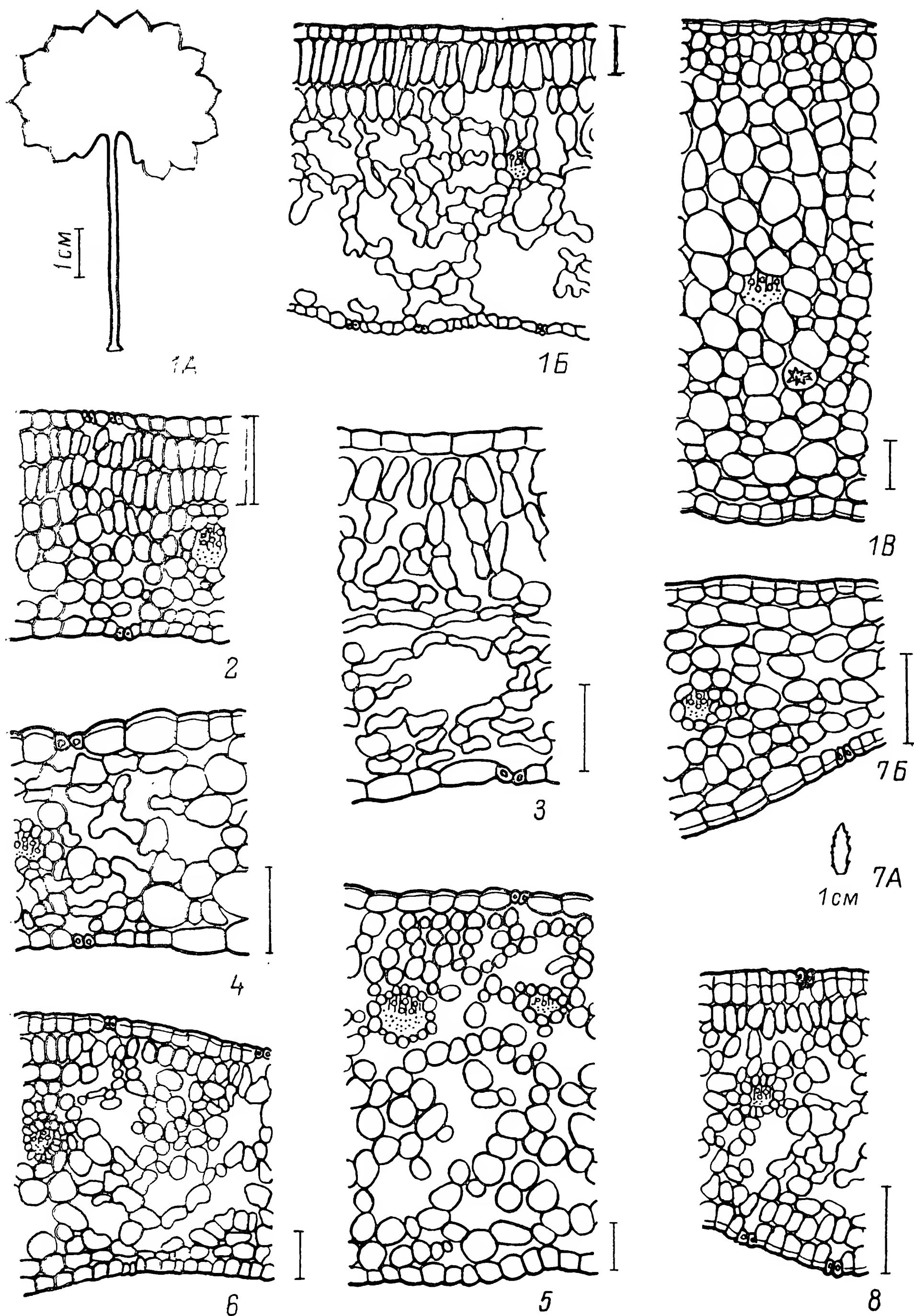
С е к ц и я *Micranthes*. Виды с довольно крупными листьями, у которых более или менее отчетливо выражены пластинка и черешок (см. рисунок, *1А*).

Saxifraga nivalis — широко распространенный вид. Одни авторы отмечают его для хорошо увлажненных местообитаний (Полозова, Тихомиров, 1971; Скиткина, 1978), другие (Толмачев, 1932, 1935; Hultén, 1968) — для сухих, а Матвеева (1979) подчеркивает его разнообразную экологическую приуроченность. Анатомическое строение листа этого вида Galløe (1912) и Вихирева-Василькова (1966) оценивают как мезоморфное и даже гидроморфное.

Исследованные образцы с Хибин и Таймыра сходны по анатомическому строению. Толщина листа около 320 мкм. Эпидерма тонкостенная, устьица на верхней и нижней сторонах листа. Мезофилл из 8—10 слоев клеток, довольно рыхлый, площадь межклетников составляет около 30 % от площади среза. Палисадная ткань из 3, а губчатая из 5—7 слоев клеток. Степень удлиненности палисадных клеток 2.2. Коэффициент палисадности мезофилла 47 %. Палисадная ткань рыхлая, площадь межклетников около 12 %.

---

[1] Благодарю Т. Г. Полозову, Н. В. Матвееву и О. В. Ребристую за предоставленный материал и ценные советы.



Saxifraga nelsoniana: *1А* — внешний вид листа, *1Б* — поперечный срез пластинки листа, *1В* — поперечный срез основания листа. Поперечный срез листа: *2* — *S. tenuis*; *3* — *S. cernua*; *4* — *S. cespitosa*; *5* — *S. platysepala*; *6* — *S. aizoides*. *S. funstonii*: *7А* — внешний вид листа; *7Б* — поперечный срез листа. *8* — поперечный срез листа *S. oppositifolia*.

Масштабная линейка равна 100 мкм.

Saxifraga nelsoniana — наиболее крупнолистный вид камнеломок тундры, обитает по берегам ручьев, на хорошо увлажненных субстратах. Исследованные образцы собраны на Чукотке.

Анатомическое строение листа этого вида выделяется среди других изученных в этой работе четким разделением на палисадную и губчатую ткани (см. рисунок, *1Б*). Значительная толщина пластинки листа — около 600 мкм —

связана с сильным развитием межклетников. Эпидерма, особенно нижняя, тонкостенная, с тонкой кутикулой. Устьица только на нижней стороне листа. Мезофилл из 8—9 слоев клеток; 2 слоя палисадной ткани из сильно удлиненных клеток, степень их удлиненности 3.6. Коэффициент палисадности мезофилла около 29 %, площадь межклетников в палисадной ткани 7 %. Лист этого вида отличается максимальной площадью межклетников — более 50 %. Рыхлость тканей листа свойственна преимущественно губчатой ткани, образованной клетками звездчатой формы.

Saxifraga hieracifolia растет в умеренно увлажненных водораздельных кустарниковых осоково-моховых тундрах, по склонам, а также на сырых луговинах, галечных отмелях и т. д. Толмачев (1932) отмечает этот вид и для сухих, защищенных участков. Исследованные образцы собраны на Таймыре.

Лист средней толщины, около 230 мкм. Эпидерма листа с довольно тонкими оболочками. Устьица на верхней и нижней сторонах листа. Мезофилл из 9—10 слоев клеток, рыхлый, площадь межклетников на поперечном срезе около 28 %. Палисадная ткань из двух слоев слабо вытянутых клеток, степень их удлиненности 1.8. Коэффициент палисадности 22 %. Палисадная ткань рыхлая, площадь межклетников более 11 %. Слои, прилегающие к верхней и нижней эпидерме, наиболее плотные. Galløe расценивает этот признак как защиту от испарения, хотя, как и Вихирева-Василькова, относит этот вид к типичным мезофитам.

Saxifraga tenuis — хионофильный вид, встречающийся в сравнительно влажных местах: вблизи снежников, по берегам ручьев, выходам горных пород. Исследованные образцы собраны на Таймыре.

Лист средней толщины, 250 мкм, амфистоматный. Эпидерма листа тонкостенная (см. рисунок, *2*). Мезофилл из 8—9 слоев клеток, более плотный, чем у других видов этой секции. Площадь межклетников около 23 %. В мезофилле отчетливо различимы 2—3 слоя удлиненных клеток палисадной ткани. Площадь межклетников в ней около 8 %. Степень удлиненности клеток 2.7. Коэффициент палисадности 49—50 % — наиболее высокий из-за плотности и мелкоклетности губчатой ткани. Клетки губчатой ткани округлые, некрупные. Площадь межклетников губчатой ткани 15 %.

Секция *Saxifraga*. Лист расчленен на черешок и пластинку с 5—7 лопастями.

Saxifraga cernua обладает широкой экологической амплитудой, встречаясь в сильноувлажненных местообитаниях, нивальных группировках, тундровых луговинах, близ выхода грунтовых вод и на довольно сухих каменистых склонах, галечниках и т. д. Galløe относит этот вид к гидрофитам. Исследованные образцы собраны на Таймыре.

Анатомическое строение листа этого вида отличается рыхлостью тканей (см. рисунок, *3*). Лист довольно толстый, около 400 мкм. Эпидермальные клетки крупные, тонкостенные. Лист амфистоматный. Мезофилл из 10—11 слоев клеток. Межклетники составляют около 43 % от площади мезофилла на поперечном срезе. Палисадная ткань рыхлая, из слабоудлиненных клеток (степень удлиненности 1.8). Площадь межклетников в палисадной ткани около 14 %. Коэффициент палисадности 40 %. Губчатая ткань из 7—8 слоев клеток, вытянутых параллельно поверхности листа.

Saxifraga hyperborea приурочен к влажным местообитаниям, зимой хорошо укрытым снегом. Исследованные образцы собраны на Чукотке.

Лист около 270 мкм толщиной, амфистоматный. Эпидерма тонкостенная. Мезофилл из 8—9 слоев, слабо дифференцирован на палисадную и губчатую ткани. Площадь межклетников 36 %. 2 слоя палисадной ткани из очень коротких клеток, степень удлиненности которых 1.3. Коэффициент палисадности 25 %. Палисадная ткань рыхлая, площадь межклетников 10 %. Клетки губчатой ткани более или менее округлые.

Секция *Dactylites*. Листья клиновидные, рассеченные, с 3—5 зубчиками.

Saxifraga cespitosa — вид, встречающийся в основном в сухих местах по каменистым склонам, на слабозадернованных, дренированных участках, хорошо укрытых снегом зимой. Исследованные образцы собраны в Хибинах.

Листья довольно тонкие, 230 мкм, амфистоматные. Клетки эпидермы крупные (см. рисунок, *4*). Оболочки клеток верхней эпидермы заметно толще, чем нижней. Мезофилл из 7—8 слоев, не разделенных на палисадную и губчатую ткани, более или менее округлых клеток. Площадь межклетников составляет 34 % от площади среза.

Секция *Hirculus*. Листья продолговатые, цельные, не расчлененные на пластинку и черешок.

Saxifraga platysepala растет на слабозадернованных довольно сухих склонах. Исследованные образцы собраны на Таймыре.

Толщина листа 760 мкм. Устьица на обеих сторонах (см. рисунок, *5*). Эпидермальные клетки крупные. По строению мезофилла этот вид занимает обособленное положение. Мезофилл из 14—15 слоев округлых клеток, не дифференцирован на палисадную и губчатую ткани, чрезвычайно рыхлый. Площадь межклетников около 45 %.

Секция *Xanthizoon*. Листья линейные.

Saxifraga aizoides — единственный представитель секции в Арктике — обитает по умеренно увлажненным щебнистым склонам, берегам ручьев и т. д. Galløe обращает внимание на широкую экологическую амплитуду этого вида, который на солнечных, более или менее сухих местах имеет тенденцию к суккулентности. Исследованные образцы собраны в Хибинах.

Листья довольно толстые, 480 мкм, амфистоматные. Мезофилл из 9—10 слоев клеток, рыхлый, площадь межклетников около 40 %. Палисадная ткань из одного слоя довольно коротких клеток (см. рисунок, *6*). Степень их удлиненности 1.8—1.9. Коэффициент палисадности — 11.5 %, площадь межклетников в палисадном слое — 2.5 %. 8—9 слоев губчатой ткани состоят из почти округлых клеток.

Секция *Trachyphyllum*. Листья шиловидные (см. рисунок, *7А*).

Saxifraga funstonii обитает на довольно сухих каменистых почвах. Образцы собраны на Чукотке.

Листья довольно тонкие, 270 мкм, амфистоматные. Клетки эпидермы с очень толстыми оболочками. Мезофилл из 8 слоев клеток, не дифференцированных на палисадную и губчатую ткани (см. рисунок, *7Б*). Площадь межклетников на поперечном срезе около 27 %.

Saxifraga spinulosa обитает на сухих прогреваемых склонах. Вихирева-Василькова относит этот вид к арктическим ксерофитам. Исследованные образцы собраны на Таймыре.

Лист средней толщины (около 330 мкм), амфистоматный. Эпидерма с утолщенными наружными оболочками. Мезофилл из 7—8 слоев довольно рыхлых клеток. Площадь межклетников 29 %. Палисадная ткань из двух слоев слабоудлиненных клеток (степень удлиненности 2.0), довольно рыхлая (площадь межклетников около 11 %). Коэффициент палисадности — 35 %. Губчатая ткань из 5—6 слоев округлых клеток, более плотных у нижней эпидермы.

Секция *Porphyrion*. Листья чешуевидные, продолговатые, обратнояйцевидные.

Saxifraga oppositifolia имеет широкую экологическую амплитуду: встречается и на увлажненных, и на сухих каменистых склонах. Авторы, описавшие анатомическое строение этого вида, указывают на его ксероморфный облик (Galløe, 1912; Вихирева-Василькова, 1966). Исследованные образцы собраны в Хибинах.

Толщина листа 280 мкм. Листья амфистоматные. Клетки эпидермы с чрезвычайно толстой наружной оболочкой (см. рисунок, *8*). Мезофилл довольно рыхлый, из 10—11 слоев клеток. Площадь межклетников более 30 %. На верхней и нижней сторонах листа находятся по одному слою палисадных клеток. Степень их удлиненности 2—3. Палисадная ткань плотная, площадь межклетников около 3 %. Коэффициент палисадности мезофилла 19 %. Средняя часть мезофилла из рыхлой губчатой ткани.

Обсуждение результатов

Сравнение анатомического строения листа 12 видов рода *Saxifraga* показало, что оно достаточно разнообразно. Варьирование толщины пластинки листа связано с изменением как числа слоев мезофилла, так и размеров межклетников, однако преобладают виды с 8—10 слоями клеток. Все виды амфистоматные. Исключение составляет *S. nelsoniana* — самый крупнолистный вид с наиболее рыхлым мезофиллом и устьицами только на нижней эпидерме.

Показателем водного режима видов считают степень развития межклетников. У ксерофитов ничтожен объем межклетников по отношению к объему тканей, чему, в частности, способствует и сильное развитие палисадной паренхимы (Василевская, 1954). Измерение парциального объема межклетников у видов камнеломок, обитающих в тундре, выявило, что и этот признак сильно варьирует (от 23 % у *S. tenuis* до 51 % у *S. nelsoniana*), но в целом по степени развития межклетников все они характеризуются как мезоморфные. Попытка связать степень развития межклетников — наиболее надежный показатель водного режима — с условиями обитания не выявила четкой зависимости между этими признаками и фактором среды. Парциальные объемы межклетников в группе видов, приуроченных к относительно сухим местообитаниям, колеблются от 27 % (*S. funstonii*) до 34 % (*S. cespitosa*), у видов более увлажненных местообитаний от 23 % (*S. tenuis*) до 51 % (*S. nelsoniana*).

Интенсивность освещенности косвенным образом влияет на водный режим и степень развития палисадной ткани. Арктические камнеломки, обитающие на открытых пространствах, разнообразны по степени дифференциации мезофилла. Наряду с видами, у которых отчетливо различимы палисадная и губчатая ткани, степень удлиненности палисадных клеток более 2 (*S. nelsoniana* — 3.6, *S. tenuis* — 2.7, *S. oppositifolia* — 2.5, *S. nivalis* — 2.2), часто встречаются виды, у которых палисадные клетки мало отличаются от клеток губчатой ткани (степень удлиненности менее 2 — *S. aizoides*, *S. cernua*, *S. hieracifolia*, *S. hyperborea*, *S. spinulosa*), а у *S. cespitosa*, *S. funstonii* и *S. platysepala* в мезофилле нет палисадных клеток. Интересно отметить, что три последних вида приурочены к относительно сухим местообитаниям. Виды рода *Saxifraga* варьируют и по коэффициенту палисадности: от 47—50 % у *S. nivalis* и *S. tenuis* до полного отсутствия палисадных клеток у ряда видов. Разная степень удлиненности клеток у камнеломок незатененных местообитаний тундры свидетельствует об отсутствии прямой зависимости развития палисадной ткани от условий освещенности, а также о том, что наличие или отсутствие этой ткани не является ведущим признаком в адаптации к условиям тундры.

Не представляется возможным распределить виды рода *Saxifraga* по степени развития у них признаков, свидетельствующих о напряженности водного режима. Напротив, у весьма влаголюбивого вида *S. tenuis* относительно большое число слоев палисадной ткани, значительная степень удлиненности ее клеток, высокий коэффициент палисадности и главное — наиболее плотный мезофилл. Эти признаки, по-видимому, связаны с особенностями развития видов нивального комплекса. Короткий период вегетации ограничивает рост клеток мезофилла растяжением, а следовательно, и образование больших межклетников. Недоразвитие их в губчатой ткани обусловливает высокий коэффициент палисадности мезофилла.

При отсутствии тесной связи между строением листа камнеломок и местообитаниями существует определенное сходство в анатомическом строении мезофилла видов, принадлежащих к определенным секциям. Морфология листа используется как признак для выделения секций этого рода. Биологическое значение такого критерия показала Н. В. Шилова (1974), установив для 17 видов камнеломок зависимость морфологического строения листа от особенностей развития листового зачатка. У видов секции *Micranthes* с листом, расчлененным на пластинку и черешок, и микрофилльных видов секции *Trachyphyllum* противоположные типы развития листа. У первых — раннее расчленение зачатка на основание и верхнюю часть, длительный апикальный и маргинальный рост, вследствие чего формируется лист с лопастной пластинкой, пронизанной густой сетью жилок, с более или менее длинным черешком, а у некоторых видов

и с прилистниками. Побег — розеточный, с небольшим числом листьев в розетке. В противоположность этому типу у микрофилльных видов секции *Trachyphyllum* короткий период роста примордия, быстрое прекращение его апикального роста, в результате чего меристема пластинки не обособляется вовсе. Побег удлиненный, густо облиственный. Чешуевидный со слабой сетью жилок лист гомологичен основанию расчлененного на пластинку и черешок.

Данные по анатомическому строению листа дополняют характеристику секций. У видов секции *Trachyphyllum* палисадная ткань отсутствует или слабо развита: она малослойная, из коротких клеток. К такому строению приближается структура мезофилла у видов секций *Hirculus*, *Xanthizoon*, *Dactylites*. Обособленное положение занимает изученный вид секции *Porphyrion*: как у чешуевидных листьев видов других секций, у *S. oppositifolia* не дорсивентральный мезофилл, а на нижней и верхней сторонах листа имеется палисадная ткань. Довольно отчетливо выражено разделение на палисадную и губчатую ткани у видов с обособленной пластинкой, принадлежащих к секциям *Micranthes* и *Saxifraga*. У наиболее морфологически расчлененного листа *S. nelsoniana* в пластинке четко выражены палисадная и губчатая ткани, устьица на нижней стороне листа, а строение его основания сходно с редуцированными листьями видов секции *Trachyphyllum*: мезофилл состоит только из рыхлых округлых клеток (см. рисунок, *1 Б*).

Заключение

Различия в строении мезофилла листа у изученных видов рода *Saxifraga* связаны с особенностями формирования листьев в различных секциях этого рода. Все изученные виды камнеломок характеризуются мезоморфным строением листа. В некоторых случаях заметно усиление гидроморфности. Нет основания говорить о ксероморфозе у этих видов. Такой признак, как толстая кутикула, свойственная чешуевидным листьям, можно рассматривать как показатель быстрого старения и прекращения роста листа. У крупнолистных видов с продолжительным разрастанием пластинки в ширину кутикула более тонкая.

Отсутствие тесной связи между строением листа и местообитанием позволяет сделать вывод о том, что условия тундры более или менее равноценны для мезофитов. Результаты исследования выявили малую структурную специализацию арктических камнеломок, приуроченных к разным местообитаниям. В анатомическом строении листа нет существенных различий между видами с широкой экологической амплитудой, видами, связанными только с увлажненными или только с относительно сухими местообитаниями. Это согласуется с выводами Толмачева и других исследователей о мезофитном характере растений, населяющих Арктику. Отсутствие признаков экологической специализации у камнеломок подтверждает точку зрения Толмачева (1958) об относительно позднем, но интенсивном расселении видов рода *Saxifraga* в Арктической области.

ЛИТЕРАТУРА

Варгина Н. Е. Флористические материалы из окрестностей пос. Жданихи (Таймыр). — Вестн. Лен. гос. ун-та, 1978, Сер. биол., № 15, с. 49—58. — *Василевская В. К.* Формирование листа засухоустойчивых растений. Ашхабад: Изд-во АН ТССР, 1954. 183 с. — *Вихирева-Василькова В. В.* Морфолого-анатомические особенности растений арктической тундры Якутии. — В кн.: Приспособление растений Арктики к условиям среды. М.; Л.: Наука, 1966, с. 126—165. — *Крылов П. Н.* Род *Saxifraga*. — В кн.: Флора Западной Сибири. Вып. VI. Томск: Изд-во Томск. бот. отд. Всеросс. ассоц. естествоисп., 1931, с. 1414—1429. — *Лозино-Лозинская А. С.* Род *Saxifraga*. — В кн.: Флора СССР. Т. 9. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939, с. 138—180. — *Матвеева Н. В.* Флора и растительность бухты Марии Прончищевой (северо-восточный Таймыр). — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука, 1979, с. 78—109. — *Полозова Т. Г., Тихомиров Б. А.* Сосудистые растения района Таймырского стационара. — В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л.: Наука, 1971, с. 161—183. — *Поплавская Г. И.* Краткий курс экологии растений. Л.: Изд-во биол. и мед. лит-ры, 1937. 298 с. — *Ребристая О. В.* Род *Saxifraga*. — В кн.: Арктическая флора СССР. Вып. IX, ч. 1. Л.: Наука, 1984, с. 25—88. — *Скиткина А. А.* Морфолого-биологические особенности и экология камнеломок Кольского полуострова. Л.: Наука, 1978. 120 с. — *Толмачев А. И.* Флора центральной части Восточного Таймыра. — Тр. полярн. комис., 1932, вып. 8, с. 1—266; 1932, вып. 13, с. 5—75; 1935, вып. 28, с. 5—80. — *Толмачев А. И.* О происхождении некоторых основных элементов высокогорных флор се-

верного полушария. — Матер. по ист. флоры и раст. СССР, 1958, вып. III, с. 316—360. — *Толмачев А. И.* О *Saxifraga flagellaris* Willd. и родственных ей видах камнеломок. — Бот. матер. герб. Бот. инст. им. В. Л. Комарова, 1959, т. 19, с. 156—187. — *Толмачев А. И.* О происхождении арктической флоры. — Вопр. бот., 1960, № 3, с. 72—74. — *Шилова Н. В.* Рост листьев некоторых видов *Saxifraga* L. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 8, с. 1116—1128. — *Galløe O.* The biological leaf-anatomy of the arctic species of *Saxifraga*. — Med. Grønland, 1912, vol. 36, p. 73—96. — *Hultén E.* Flora of Alaska and neighbouring territories. California, 1968. 1008 p.

Ленинградский государственный университет. Получено 16 X 1984.

УДК 582.751.2(571.6)

Бот. журн., т. 70, № 12

Д. Ю. Цыренова

РОД *GERANIUM* (*GERANIACEAE*) ВО ФЛОРЕ СОВЕТСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

D. JU. TSYRENOVA. THE GENUS *GERANIUM* (*GERANIACEAE*) IN THE FLORA OF THE SOVIET FAR EAST

Показано, что на территории советского Дальнего Востока род *Geranium* представлен 17 видами. Три из них — *G. orientale*, *G. elatum* и *G. subumbelliforme* — вновь восстановлены в ранге самостоятельных видов и один — *G. pratense* — вновь указывается как заносный. Приводятся таблица для определения, синонимика, типы. экология и географическое распространение видов.

Род *Geranium* L. — один из крупных родов трибы *Geranieae* сем. *Geraniaceae* Juss., он насчитывает около 300 видов, распространенных в основном в умеренных областях обоих полушарий и в горах тропической зоны (Cronquist, 1981). На территории СССР произрастают 68 видов этого рода (Черепанов, 1981). Обработка рода во «Флоре СССР» (1949, т. 14) была проведена Е. Г. Бобровым, который привел 55 видов.

Для советского Дальнего Востока Е. Г. Бобров (1949) и В. Н. Ворошилов (1966) указывали 11 видов, относящихся к 5 секциям, но уже в 1982 г. Ворошилов приводит 13 видов.

Задача нашего исследования заключалась в критическом пересмотре видового состава рода на советском Дальнем Востоке и систематического положения его видов.

Материалом для работы послужили гербарные коллекции по дальневосточным видам герани, хранящиеся в Гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) (LE), Главного Ботанического сада АН СССР (МНА) и Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР (БПИ) (VLA); также были просмотрены гербарии Тихоокеанского института биоорганической химии во Владивостоке, Хабаровского и Сахалинского комплексных научно-исследовательских институтов, Дальневосточного научно-исследовательского института лесного хозяйства ДВНЦ АН СССР в Хабаровске. Кроме того, автор собрала растения в различных районах Дальнего Востока во время поездок летом 1983 и 1984 гг.

Исследования показали, что на территории советского Дальнего Востока род *Geranium* представлен 17 видами. Ниже даны таблица для их определения, их краткий обзор, а также сведения об их экологии и географическом распространении. Распространение видов на советском Дальнем Востоке и их общее распространение даны по «Флоре СССР».

Geranium L. 1753, Sp. Pl. : 676; idem, 1754, Gen. Pl., ed. 5 : 306; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenreich, 53 : 43; Бобров, 1949, Фл. СССР, 14 : 2; Ворошилов, 1966, Фл. сов. Дальн. Вост. : 285.

Лектотип: *G. sylvaticum* L.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *GERANIUM*

1. Цветоносы многочисленные, двухцветковые, скученны на верхушке растения в зонтиковидное соцветие . . . . 2.
— Цветоносы одиночные, пазушные, одно- или двухцветковые . . . . . 8.
2. Соцветие — простой дихазий с хорошо выраженными цветоносами первого порядка, которые в свою очередь несут зонтики из 5—7 цветков; прицветные листья крупные, трехраздельные . . . . . . *G. subumbelliforme*
— Соцветие — сложный дихазий с хорошо выраженными цветоносами первого и второго порядков, последние несут зонтики из 3—10 цветков; прицветные листья мелкие, слаборассеченные . . . . 3.
3. Нижние стеблевые листья длинночерешковые, очередные, 5-лопастные; доли их яйцевидные, крупнозубчатые. Стебли 30—60 см выс., густо покрыты оттопыренными простыми волосками, иногда с примесью железистых. Цветоносы, цветоножки, чашелистики железисто-волосистые . . . . *G. eriostemon*
— Нижние стеблевые листья 5—7-раздельные . . . . 4.
4. Лепестки белые или бледно-лиловые, на верхушке выемчатые; чашелистики обычно красноватые. Цветки слабораскрытые, колокольчатые . . . . *G. albiflorum*
— Лепестки голубые или фиолетовые, цельные . . . . 5.
5. Чашелистики, цветоносы, цветоножки и плоды опушены, кроме простых, еще и железистыми волосками . . . . 6.
— Железистые волоски присутствуют только на плодах. Чашелистики на верхушке с остью до 1 мм дл., продолговато-ланцетные; лепестки почти от середины к основанию заметно суженные. Доли листа продолговатые, не налегают друг на друга . . . . *G. elatum*
6. Чашелистики на верхушке с остью до 0.5 мм дл., продолговато-яйцевидные; лепестки обратнояйцевидные, небольшие, почти равные по длине тычиночным нитям. Доли листа продолговато-овальные, не налегают друг на друга, нижние из них неравно двулопастные. Цветоносы густо опушены оттопыренными жесткими железистыми волосками . . . *G. orientale*
— Чашелистики с более длинной остью на верхушке . . . . 7.
7. Чашелистики продолговато-овальные, ость на их верхушке около 2 мм дл.; лепестки широкообратнояйцевидные, слабо суживающиеся к основанию, в 2—2.5 раза превышают тычиночные нити. Доли листа ромбовидно-обратнояйцевидные, обычно налегают друг на друга. Цветоносы иногда опушены мягкими длинными железистыми волосками . . . . *G. erianthum*
— Чашелистики продолговато-яйцевидные, с остью на верхушке до 5—6 мм дл., цветоножки во время цветения вверх стоящие, а до цветения и при плодах поникающие. Доли листа ромбовидно-яйцевидные, неравно перистонадрезанные на ланцетные дольки. Заносный вид . . . . . . *G. pratense*
8. (от 1). Цветоносы несут обычно по одному цветку. Цветки мелкие, до 1 см в диам.; лепестки едва превышают чашелистики. Нижние стеблевые листья пятираздельные; доли их клиновидно-ромбические, перистонадрезанные. Растет часто по сорным местам . . . . *G. sibiricum*
— Цветоносы всегда двухцветковые . . . . 9.
9. Нижние стеблевые листья в очертании округлые; доли их обратнояйцевидные, надрезаны на 3—4 закругленных зубца. Растение густо опушено простыми волосками с примесью железистых. Заносный вид . . . . *G. rotundifolium*
— Нижние стеблевые листья в очертании угловато-округлые . . . . . 10.
10. Цветоносы опушены длинными оттопыренными железистыми волосками. Стебли распростертые, местами укореняющиеся. Все листья темно-зеленые, 3—5-лопастные; доли их тупозубчатые. Цветки мелкие, до 1 см в диам.; лепестки бледно-голубые, почти равные чашелистикам . . . . *G. thunbergii*
— Цветоносы лишены железистого опушения . . . . 11.
11. Стебли слабые, восходящие, удлиненные. Нижние стеблевые листья трехраздельные, с двулопастными боковыми долями; доли их яйцевидные,

остроконечные, перисто-зубчатые. Цветки мелкие, до 1 см в диам.; лепестки бледно-розовые, почти равные чашелистикам . . . . *G. wilfordii*

— Стебли крепкие, прямостоячие, растопыренно-ветвистые . . . . . . 12.

12. Прилистники свободные, узколанцетные, зеленые. Листья 5—7-лопастные. Растение густо опушено щетинистыми длинными оттопыренными волосками. Цветки крупные, до 2—2.5 см в диам.; лепестки сиреневые. Растет в тени под пологом леса . . . . *G. maximowiczii*

— Прилистники сросшиеся . . . . 13.

13. Опушение растения густое, сероватое, из коротких волосков. Прилистники бурые, сросшиеся, с двунадрезанной верхушкой. Цветки крупные, до 2—2.5 см в диам., голубые или сиреневые. Растет на влажных открытых лугах, кочковатых болотах . . . . *G. vlassovianum*

— Опушение редкое . . . . 14.

14. Цветки ярко-малиновые, крупные, до 2.5—3 см в диам. Прилистники стеблевых листьев кожистые, зеленые, сросшиеся. Листья глубоко (до основания) 5—7-раздельные; доли их узкие, линейно надрезанные. Растет на сырых лугах и болотах на юге Приморья . . . . *G. soboliferum*

— Цветки голубые или розоватые . . . . 15.

15. Корневище несет длинные, шнуровидные, равномерно утолщенные корни. Стеблевые листья супротивные, в очертании округлые, 5—7-раздельные; доли их клиновидно-обратнояйцевидные, в свою очередь рассеченные на узкие неравные дольки. Все растение густо опушено мягкими белыми простыми волосками. Растет на Курильских островах (Кунашир, Итуруп) . . . . *G. yesoense*

— Корневище несет короткие веретеновидно утолщенные корни . . . . . 16.

16. Нижние стеблевые листья пятираздельные; доли их продолговато-обратноланцетные, трехнадрезанные. Опушение всего растения густое, жесткое, состоящее из отклоненных простых волосков. На нижней стороне листовой пластинки волоски располагаются вдоль жилок. Цветет в конце августа—сентябре . . . . *G. sieboldii*

— Нижние стеблевые листья глубоко 5—7-раздельные; доли их узкие, линейные, дважды-трижды расставленно рассеченные. Опушение всего растения прижатое, состоящее из мелких простых волосков. Волоски на нижней стороне листовой пластинки разбросаны по всей ее поверхности. Цветет в июле—августе . . . . *G. davuricum*

Секция 1. *Geranium*. — Sect. *Sylvatica* Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenreich, 53 : 45, 107; Бобров, 1949, Фл. СССР, 14 : 14.

Тип: *G. sylvaticum* L.

Подсекция 1. *Geranium*. — Subsect. *Eusylvatica* Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenreich, 53 : 108; Бобров, 1949, Фл. СССР, 14 : 21.

Тип: тип секции.

1. *G. erianthum* DC. 1824, Prodr. 1 : 641; Ledeb. 1842, Fl. Ross. 1 : 464; Trautv. et Mey. 1856, in Middendorff, Sib. Reise, 1, 2, Bot., 3 : 25; Regel et Til. 1858, Fl. Ajan. : 75; Maxim. 1859, Prim. Fl. Amur. : 71, p. p. excl. var.; Fr. Schmidt, 1868, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 12, 2 : 36, 120; Maxim. 1880, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 26 : 465; Комаров, 1904, Тр. Петерб. бот. сада, 22, 2 (Фл. Маньчж. 2) : 656; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenreich, 53 : 122, p. p. excl. syn.; Комаров, 1927, Фл. Камч. 2 : 649; Hultén, 1927, Fl. Kamtch. 3 : 117; Комаров и Клобукова-Алисова, 1932, Опред. раст. Дальневост. края, 2 : 692; Бобров, 1949, Фл. СССР, 14 : 23, p. p. excl. syn.; Ворошилов, 1966, Фл. сов. Дальн. Вост.: 285, p. p.; Воробьев и др. 1966, Опред. раст. Прим. и Приам.: 254; Hultén, 1968, Fl. Alaska and neighb. terr. : 674; Воробьев и др. 1974, Опред. высш. раст. Сах. и Курил. : 219; Харкевич и Буч, 1976, Сосуд. раст. сев. Коряк. : 1099; Ребристая, 1980, Аркт. фл. СССР, 8 : 11; Харкевич и др. 1981, Опред. сосуд. раст. Камч. : 211; Ворошилов, 1982, Опред. раст. сов. Дальн. Вост. : 383. — Герань волосистоцветковая.

Цв. VI, пл. VII. На лугах, открытых склонах, скалах. — Советский Дальн. Вост. : Удск., Охот., Сахал., Курил., Камч., Аркт. Общее распространение:

Беринг., Сев. Америка. Описан с Камчатки и Северной Америки; синтипы: «in Kamtschatka et Amer. bor. et occidentali, Nelson» (P).

2. *G. orientale* (Maxim.) Freyn, 1902, Österr. Bot. Zeitschr. 52 : 18; Комаров, 1904, Тр. Петерб. бот. сада, 22, 2 (Фл. Маньчж. 2) : 653; p. p. excl. *G. erianthum* DC. var. *elatum* Maxim. ; Цыренова, 1985, Бот. журн. 70 : 482. — *G. eriostemon* Fisch. var. *orientale* Maxim. 1880, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 26 : 464. — *G. erianthum* auct., non DC. : Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenreich, 53 : 122, p. p.; Бобров, 1949, Фл. СССР, 14 : 23, p. p.; Ворошилов, 1966, Фл. сов. Дальн. Вост.: 285, p. p. — Герань восточная.

Цв. VI, пл. VII. В смешанных лесах. — Советский Дальн. Вост.: Зее-Бур., Уссур. Общее распространение: Маньчж. Описан с Зеи; тип: «Zejskaja Pristan am Zeaflusse, in Bergwäldern und buschigen Abhängen, n 337, VI—VII 1899» (LE).

3. *G. elatum* (Maxim.) Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenreich, 53 : 113, p. p. excl. *G. eriostemon* Fisch. var. *orientale* Maxim.; Цыренова, 1985, Бот. журн. 70 : 482. — *G. erianthum* DC. var. *elatum* Maxim. 1859, Prim. Fl. Amur. : 71. — *G. erianthum* auct., non DC. : Бобров, 1949, Фл. СССР, 14 : 23, p. p.; Ворошилов, 1966, Фл. сов. Дальн. Вост. : 285, p. p. — Герань высокая.

Цв. VI, пл. VII. В смешанных лесах. — Советский Дальн. Вост. : Удск. (по Амуру). Общее распространение : Дальн. Вост. СССР. Описан с Амура; лектотип: «Амур, Сучу, кустарные заросли, Maximowicz» (LE).

4. *G. subumbelliforme* R. Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenreich, 53 : 123. — *G. erianthum* auct., non DC. : Nakai, 1912, Bot. Mag. Tokyo, 26 : 257; Ohwi, 1965, Fl. Jap. : 578. — Герань почтизонтиковидная.

Цв. VI, пл. VII. На скалах морских побережий. — Советский Дальн. Вост.: Курильские и Командорские острова. Общее распространение: Япония, Курильские и Командорские острова. Описан из Японии; синтипы: «Gipfel des Riishiri (Faurie n 3103), Rebunshiri (Faurie n 3104)».

5. *G. eriostemon* Fisch. 1824, in DC., Prodr. 1 : 641; Ledeb. 1842, Fl. Ross. 1 : 464; Turcz. 1842—1845, Fl. Baic.-Dahur. 1 : 255, p. p.; Maxim. 1859, Prim. Fl. Amur. : 70; Fr. Schmidt, 1868, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 12, 2 : 36; Maxim. 1880, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 26 : 463, p. p. excl. var.; Комаров, 1904, Тр. Петерб. бот. сада, 22, 2 (Фл. Маньчж. 2) : 654; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenreich, 53 : 121; Комаров и Клобукова-Алисова, 1932, Опред. раст. Дальневост. края, 2 : 692; Бобров, 1949, Фл. СССР, 14 : 22; Ворошилов, 1966, Фл. сов. Дальн. Вост. : 285; Воробьев и др. 1966, Опред. раст. Прим. и Приам. : 250; Ворошилов, 1982, Опред. раст. сов. Дальн. Вост. : 383. — Герань волосистотычинковая.

Цв. VI, пл. VII. В широколиственных лесах, среди кустарников. — Советский Дальн. Вост. : Уссур., Зее-Бур. Общее распространение : Вост. Сибирь, Монг., Китай, п-ов Корея. Описан из Забайкалья; лектотип: «Herb. Ledebour. Fisch.» (LE).

6. *G. albiflorum* Ledeb. 1829, Ic. Pl. Fl. Ross. 1 : 6, tab. 18; idem, 1831, Fl. Alt. 3 : 230; idem, 1842, Fl. Ross. 1 : 463; Turcz. 1842—1845, Fl. Baic.-Dahur. 1 : 259; Maxim. 1880, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 26 : 457; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenreich, 53 : 124; Ворошилов, 1982, Опред. раст. сов. Дальн. Вост. : 383. — Герань белоцветковая.

Цв. VI, пл. VII. На лугах верхнего лесного и субальпийского поясов гор. — Советский Дальн. Вост. : Зее-Бур. (Становой хребет). Общее распространение: Вост. и Зап. Сибирь, Аркт., Ср. Азия, Монг. Описан с Алтая; тип: «Herb. Ledebour, 109, 4, 1826» (LE).

Подсекция 2. *Recurvata* Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenreich, 53 : 109; Бобров, 1949, Фл. СССР, 14 : 31.

Тип: *G. pratense* L.

7. *G. pratense* L. 1753, Sp. Pl. : 681; Ledeb. 1842, Fl. Ross. 1 : 466; Turcz. 1842—1845, Fl. Baic.-Dahur. 1 : 256; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenreich, 53 : 127; Бобров, 1949, Фл. СССР, 14 : 31. — Герань луговая.

Заносный вид на насыпях вдоль железной дороги. — Советский Дальн. Вост.: «Приморская обл., Владивостокский округ, с. Михайловка, склоны железнодорожной линии, 1 VII 1923, № 169, И. К. Шишкин» (LE); «Амурская

обл., ст. Сковородино, у насыпи железной дороги, 22 VII 1964, П. Г. Горовой и др.» (Тихоокеанский институт биоорганической химии). Общее распространение : Вост. и Зап. Сибирь, Европ. ч. СССР, Аркт., Кавказ, Ср. Азия, Сканд., Атл. и Ср. Евр., Дж.-Кашг., Монг. Описан из Европы; тип: «in Europae borealis» (BM).

Секция 2. *Palustria* Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenreich, 53 : 47, 174; Бобров, 1949, Фл. СССР, 14 : 40.

Тип: *G. palustre* L.

Подсекция 1. *Eupalustria* Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenreich, 53 : 174; Бобров, 1949, Фл. СССР, 14 : 40.

Тип: тип секции.

8. *G. vlassovianum* Fisch. ex Link, 1822, Enum. Pl. Hort. Berol. 2 : 197; DC. 1824, Prodr. 1 : 641; Ledeb. 1842, Fl. Ross. 1 : 463; Turcz. 1842—1845, Fl. Baic.-Dahur. 1 : 254; Maxim. 1859, Prim. Fl. Amur. : 70, p. p. excl. f. *setosopilosum*; Regel et Maack, 1861, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 4, 4 : 38 (Tent. Fl. Ussur.); Maxim. 1880, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 26 : 462; Комаров, 1904, Тр. Петерб. бот. сада, 22, 2 (Фл. Маньчж. 2) : 649; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenreich, 53 : 178; Комаров и Клобукова-Алисова, 1932, Опред. раст. Дальневост. края, 2 : 692; Бобров, 1949, Фл. СССР, 14 : 41; Ворошилов, 1966, Фл. сов. Дальн. Вост. : 285; Воробьев и др. 1966, Опред. раст. Прим. и Приам. : 253; Ворошилов, 1982, Опред. раст. сов. Дальн. Вост. : 383. — Герань Власова.

Цв. VII, пл. VIII. На влажных долинных и лесных лугах, по берегам рек. — Советский Дальн. Вост. : Уссур., Зее-Бур. Общее распространение: Вост. Сибирь, Монг., Китай. Описан из Даурии; лектотип: «Herb. Ledebour. Dahuria. Vlassov . . . Fisch. D16» (LE).

9. *G. maximowiczii* Regel et Maack, 1861, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 4, 4 : 38 (Tent. Fl. Ussur.); Maxim. 1880, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 26 : 462; Комаров, 1904, Тр. Петерб. бот. сада, 22, 2 (Фл. Маньчж. 2) : 650; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenreich, 53 : 179; Комаров и Клобукова-Алисова, 1932, Опред. раст. Дальневост. края, 2 : 692; Бобров, 1949, Фл. СССР, 14 : 42; Ворошилов, 1966, Фл. сов. Дальн. Вост. : 285; Воробьев и др. 1966, Опред. раст. Прим. и Приам. : 250; Ворошилов, 1982, Опред. раст. сов. Дальн. Вост. : 383. — *G. vlassovianum* f. *setosopilosum* Maxim. 1859, Prim. Fl. Amur. : 70. — Герань Максимовича.

Цв. VII, пл. VIII. В смешанных лесах, в тени деревьев. — Советский Дальн. Вост. : Уссур., Зее-Бур., Удск. (южн.). Общее распространение: Китай, п-ов Корея. Описан с Уссури; лектотип: «Sumurgebirge am mittlern Ussuri. Legit Maack, teste Regel. 1859» (LE).

10. *G. yesoense* Franch. et Savat. 1878, Enum. Pl. Jap. 2 : 305; Maxim. 1880, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 26 : 460; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenreich, 53 : 181; Ohwi, 1953, Fl. Jap. : 703; Hara, 1954, Enum. Sperm. Jap. 3 : 6; Воробьев, 1956, Тр. Дальневост. фил. АН СССР, сер. бот. 3 (5) : 51; Ворошилов, 1966, Фл. сов. Дальн. Вост. : 285; Воробьев и др. 1974, Опред. высш. раст. Сах. и Курил. : 219; Ворошилов, 1982, Опред. раст. сов. Дальн. Вост.: 384. — Герань хоккайдская.

Цв. VIII, пл. IX. На разнотравных лугах морских побережий. — Советский Дальн. Вост.: Курил. (Кунашир, Итуруп), Сахал. Общее распространение: Япония. Описан с о. Хоккайдо; тип: «in insula Yeso, cirsa Hakodate, unde habuit Dr. Savatier. n 2446».

11. *G. soboliferum* Kom. 1901, Тр. Петерб. бот. сада, 18, 3 : 433; Комаров, 1904, Тр. Петерб. бот. сада, 22, 2 (Фл. Маньчж. 2) : 651; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenreich, 53 : 143; Комаров и Клобукова-Алисова, 1932, Опред. раст. Дальневост. края, 2 : 692; Ворошилов, 1966, Фл. сов. Дальн. Вост. : 285; Воробьев и др. 1966, Опред. раст. Прим. и Приам. : 253; Ворошилов, 1982, Опред. раст. сов. Дальн. Вост. : 384. — Герань отпрысконосная.

Цв. VIII, пл. IX. На сырых лугах, кочковатых болотах. — Советский Дальн. Вост.: Уссур. (южн.). Общее распространение: Китай, п-ов Корея, Япония. Описан из Вост. Маньчжурии; лектотип : «Сев. Корея, округ Кап-

сана, влажный луг на седловине хребта над Омеганом на Кегхенгане. 3 VIII 1897. Komarov» (LE).

При описании этого вида В. Л. Комаров (Komarov, 1901) указывал на его родство с *G. yesoense*. Действительно, *G. soboliferum* близок к видам секции *Palustria* (в том числе к *G. yesoense*) по характеру корневища и корней (корневище до 5—7 см дл. с пучком шнуровидных корней) и особенно по местообитанию (влажные луга). По-видимому, правильно будет отнести этот вид к секции *Palustria* в отличие от R. Knuth (1912) и Е. Г. Боброва (1949), которые поместили этот вид в секцию *Sanguinea*, в основном руководствуясь наличием у него сильно рассеченных листьев, а между тем по строению корневища и корней он не может быть отнесен к этой секции, виды которой имеют более короткое корневище (до 3—5 см дл.) со вздутыми, веретеновидно утолщенными корнями.

Секция 3. *Sanguinea* Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenreich, 53 : 46, 138; Бобров, 1949, Фл. СССР, 14 : 10.

Тип: *G. sanguineum* L.

12. *G. davuricum* DC. 1824, Prodr. 1 : 642; Ledeb. 1842, Fl. Ross. 1 : 468; Turcz. 1842—1845, Fl. Baic.-Dahur. 1 : 258; Regel et Maack, 1861, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 4, 4 : 38 (Tent. Fl. Ussur.); Комаров, 1904, Тр. Петерб. бот. сада, 22, 2 (Фл. Маньчж. 2) : 647; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenreich, 53 : 141; Комаров и Клобукова-Алисова, 1932, Опред. раст. Дальневост. края, 2 : 692; Бобров, 1949, Фл. СССР, 14 : 11; Ворошилов, 1966, Фл. сов. Дальн. Вост. : 285; Воробьев и др. 1966, Опред. раст. Прим. и Приам.: 253; Ворошилов, 1982, Опред. раст. сов. Дальн. Вост. : 384. — *G. pseudosibiricum* auct., non J. Mayer : Maxim. 1859, Prim. Fl. Amur. : 71; Regel et Maack, 1861, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 4, 4 : 38 (Tent. Fl. Ussur.). — Герань даурская.

Цв. VII, пл. VIII. На суходольных лугах и склонах, среди кустарников. — Советский Дальн. Вост.: Уссур., Зее-Бур. Общее распространение: Монг., Вост. Маньчж., п-ов Корея, Япония. Описан из Даурии; тип: «in turfosis Dahuriae. Patrin» (G).

С. С. Харкевич с соавторами (1983) указали сборы *G. pseudosibiricum* J. Mayer. Однако изучение гербарных материалов, хранящихся в БПИ ДВНЦ АН СССР (VLA), не подтверждает нахождение этого вида на советском Дальнем Востоке. Под его названием были ошибочно определены растения, принадлежащие к *G. erianthum*.

13. *G. sieboldii* Maxim. 1880, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 26 : 458; idem, 1880, Mél. Biol. 10 : 622; Комаров, 1904, Тр. Петерб. бот. сада, 22, 2 (Фл. Маньчж. 2) : 648; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenreich, 53 : 135; Комаров и Клобукова-Алисова, 1932, Опред. раст. Дальневост. края, 2 : 692; Бобров, 1949, Фл. СССР, 14 : 21; Ворошилов, 1966, Фл. сов. Дальн. Вост. : 285; Воробьев и др. 1966, Опред. раст. Прим. и Приам. : 254. — *G. krameri* auct., non Franch. et Savat. : Ohwi, 1965, Fl. Jap. : 579, p. p.; Kitagawa, 1979, Neo-Lineam. Fl. Manch. 4 : 418; Ворошилов, 1982, Опред. раст. сов. Дальн. Вост. : 384. — Герань Зибольда.

Цв. VIII, пл. IX. На сухих склонах, среди кустарников. — Советский Дальн. Вост.: Уссур., Зее-Бур. Общее распространение: Китай, п-ов Корея, Япония. Описан из Вост. Маньчжурии; лектотип: «Ad lacum Hanka, aug. 1867. Mandshuria. Przewalski» (LE).

По мнению некоторых авторов (Nakai, 1952; Ohwi, 1965; Kitagawa, 1979; Ворошилов, 1982), *G. sieboldii* Maxim. идентичен *G. krameri* Franch. et Savat., встречающемуся в Японии. *G. krameri* описан A. Franchet и L. Savatier в 1878 г. Тип его нам не был доступен, поэтому в своих сравнениях мы опирались на его первоописание, данное Franchet и Savatier (1877—1879).

При внимательном изучении первоописания *G. krameri*, а также первоописания и типовых экземпляров *G. sieboldii* мы обнаружили различия между этими видами, которые не позволяют присоединяться к точке зрения вышеназванных авторов. Так, во-первых, в описании *G. krameri* отмечено, что у него нижние стеблевые листья сидят на черешках 2.5—4 см дл. («petiolo pollicaris»), а средняя доля листа трехзубчатая («tridentata»), в то время как у *G. sieboldii*

черешки нижних стеблевых листьев значительно длиннее — от 5—7 см до 12—15 см дл., и средняя доля листа трехраздельная, а трехзубчатой оказывается только ее средняя долька. Во-вторых, в описании *G. krameri* указывается, что у него лепестки фиолетовые («violacea») и в основании они с маленькой бородкой («barbulata»), а тычиночные нити внизу короткореснитчатые («breviter ciliata»), тогда как у *G. sieboldii* лепестки не бывают фиолетовыми, они у него бледно-розовые или розоватые, в основании их имеются густые длинные волоски, а в основании тычиночных нитей волоски редкие и длинные. В-третьих, интересным является то, что при описании *G. krameri* Franchet и Savatier указывали на его родство с *G. nepalense* Sweet из секции *Striata*, а при описании *G. sieboldii* К. И. Максимович (Maximowicz, 1880) отмечал родство своего нового вида с *G. maculatum* L. из секции *Geranium*.

Таким образом, *G. sieboldii* и смешиваемый с ним *G. krameri* представляют собой самостоятельные виды.

Немногочисленные гербарные экземпляры с этикеткой *G. krameri*, присланные из Японии и хранящиеся в БИНе, по своим признакам относятся к *G. sieboldii*.

Далее следует сказать, что положение *G. sieboldii* в секционном подразделении рода является неустоявшимся. Knuth (1912) относил его к секции *Reflexa* Knuth, а во «Флоре СССР» Бобров (1949) перенес этот вид в секцию *Geranium*. Исследования, однако, показывают, что он не может быть помещен среди видов секции *Reflexa*, так как к ней Knuth (1912) отнес виды, у которых лепестки резко отогнуты книзу и створки плода с поперечными морщинками, а у *G. sieboldii* таких признаков нет; у этого вида венчик широко раскрытый и створки плода с гладкой поверхностью. Этот вид также не может быть помещен и в секцию *Geranium*. Он имеет пазушные, одиночные цветоносы (иногда они парные), которые после цветения при плодах значительно удлиняются и поникают, а видам секции *Geranium* свойственны зонтиковидные соцветия, цветоносы которых после цветения не удлиняются и не поникают. Кроме того, у *G. sieboldii* корневище короткое и несет веретеновидно утолщенные корни, в то время как у видов секции *Geranium* корневище более длинное, косое, с пучком шнуровидных корней. Таким образом, *G. sieboldii* не может быть отнесен ни к одной из вышеназванных секций.

Среди дальневосточных видов герани *G. sieboldii* ближе всего стоит к *G. davuricum*. Эти два вида близки по местообитанию (растения сухих склонов и суходольных лугов) и по своим веретеновидно утолщенным корням, поэтому мы и сочли возможным поместить *G. sieboldii* в секцию *Sanguinea*, куда относится и *G. davuricum*.

Секция 4. *Striata* Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenreich, 53 : 47, 188; Бобров, 1949, Фл. СССР, 14 : 46.

Тип: *G. striatum* L.

Подсекция 1. *Orientalia* Tsyren. 1985, Бот. журн. 70 : 1255.

Тип: *G. nepalense* Sweet.

14. *G. wilfordii* Maxim. 1880, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 26 : 453; idem, 1880, Mél. Biol. 10 : 614; Комаров, 1904, Тр. Петерб. бот. сада, 22, 2 (Фл. Маньчж. 2) : 646; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenreich, 53 : 191; Комаров и Клобукова-Алисова, 1932, Опред. раст. Дальневост. края, 2 : 691; Бобров, 1949, Фл. СССР, 14 : 49; Ворошилов, 1966, Фл. сов. Дальн. Вост. : 285; Воробьев и др. 1966, Опред. раст. Прим. и Приам. : 250; Ворошилов, 1982, Опред. раст. сов. Дальн. Вост.: 383. — Герань Уильфорда.

Цв. VII, пл. VIII. В пойменных широколиственных лесах. — Советский Дальн. Вост.: Уссур., Зее-Бур. Общее распространение: Маньчж., п-ов Корея. Описан из Маньчжурии; лектотип: «Post May . . . Bai Victoria. Mandshuriae. 19 VIII 1860, Maximowicz» (LE).

15. *G. thunbergii* Siebold. et Zucc. ex Lindl. et Paxt. 1850—1851, Fl. Gard. 1 : 186, fig. 115 (1846, Abh. Akad. Wiss. (München) 4, 2 : 136, nom. nud.); Murata, 1958, Acta Phytotax. Geobot. (Kyoto) 17, 6 : 172; Ohwi, 1965, Fl. Jap. : 579; Ворошилов, 1982, Опред. раст. сов. Дальн. Вост. : 385. — *G. nepalense* auct., non Sweet : Ворошилов, 1966, Фл. сов. Дальн. Вост. : 285; Воробьев и др. 1974, Опред. высш. раст. Сах. и Курил. : 219. — Герань Тунберга.

Цв. VIII, пл. IX. По берегам рек, у моря, по сорным местам. — Советский Дальн. Вост.: Курил. (Кунашир). Общее распространение: Япония. Описан из Японии; тип: «native of Japan».

Секция 5. *Sibirica* Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenreich, 53 : 47, 195. Тип: *G. sibiricum* L.

16. *G. sibiricum* L. 1753, Sp. Pl. : 683, DC. 1824, Prodr. 1 : 639; Ledeb. 1842, Fl. Ross. 1 : 459; Turcz. 1842—1845, Fl. Baic.-Dahur. 1 : 253; Trautv. et Mey. 1856, in Middendorff, Sib. Reise, 1, 2, Bot., 3 : 24; Maxim. 1859, Prim. Fl. Amur. : 70; Regel et Til. 1858, Fl. Ajan. : 75; Regel et Maack, 1861, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 4, 4 : 38 (Tent. Fl. Ussur.); Maxim. 1880, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 26 : 462; Комаров, 1904, Тр. Петерб. бот. сада, 22, 2 (Фл. Маньчж. 2) : 645; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenreich, 53 : 195; Комаров и Клобукова-Алисова, 1932, Опред. раст. Дальневост. края, 2 : 691; Бобров, 1949, Фл. СССР, 14 : 57; Ворошилов, 1966, Фл. сов. Дальн. Вост.: 285; Воробьев и др. 1966, Опред. раст. Прим. и Приам. : 250; idem, 1974, Опред. высш. раст. Сах. и Курил. : 219; Ворошилов, 1982, Опред. раст. сов. Дальн. Вост.: 382; Харкевич и др. 1983, Нов. сист. высш. раст. 20 : 214. — Герань сибирская.

Цв. VI, пл. VII. Вдоль лесных дорог, на пашнях, вдоль тротуаров, в парках, скверах, по сорным местам. — Советский Дальн. Вост.: все районы. Общее распространение: все районы СССР, Ср. Евр., Дж.-Кашг., Монг., Китай, п-ов Корея, Япония, Сев. Америка. Описан из Сибири; тип: «in Sibiria» (BM).

Knuth (1912, 1931) поместил этот вид в монотипную секцию *Sibirica* на основании главным образом присутствия у этого вида одноцветкового пазушного цветоноса. Однако H. Gams (1924) придерживался другого мнения, считая, что *G. sibiricum* наряду с *G. divaricatum* Ehrh., *G. bohemicum* L. и *G. lanuginosum* Lam. следует отнести в секцию *Divaricata* Rouy. Он писал, что эта группа видов в Европе образует единую адвентивную группу, имеющую общее происхождение. Во «Флоре СССР» Бобров (1949) соглашается с мнением Gams (1924) и оставляет *G. sibiricum* в секции *Divaricata*.

Секция *Divaricata* была выделена G. Rouy (1897) в составе одного вида — *G. divaricatum*. К этой секции он относил однолетние растения с отогнутыми при плодах цветоножками, морщинистыми створками плодов и 3—5-лопастными листьями. Knuth (1912, 1931), однако, не признал выделения этой секции, а ее единственный вид — *G. divaricatum* — отнес к секции *Columbina* Koch, также включающей однолетние герани.

Таким образом, нам следовало решить вопрос о положении *G. sibiricum*: оставить ли его в секции *Divaricata*, как принято и во «Флоре СССР» (1949), или же согласиться с Knuth (1912, 1931) и поместить его снова в секцию *Sibirica*.

Исследования показали, во-первых, что *G. sibiricum* стоит особняком среди изученных нами дальневосточных видов герани. Он в отличие от всех других имеет одноцветковые пазушные цветоносы. По некоторым морфологическим признакам (слабые восходящие стебли, мелкие цветки, лепестки, едва превышающие чашелистики) *G. sibiricum* близок к видам секции *Striata*. Во-вторых, при сравнении *G. sibiricum* с типовым видом секции *Divaricata* — *G. divaricatum* — оказывается, что эти виды резко отличаются друг от друга по строению плода. Так, створки плода у *G. sibiricum* гладкие, а у *G. divaricatum* они с поперечными морщинками. Как мы выше отмечали, последний признак является характерным для секции *Divaricata* и, следовательно, *G. sibiricum* нельзя отнести к этой секции. Различия *G. sibiricum* и *G. divaricatum* проявляются и в особенностях отделения створок от центральной колонки плода, и в распространении семян. *G. sibiricum* отбрасывает семена из плода одновременно с отделением створок от центральной колонки, при этом створки загибаются в виде дуги и остаются висеть в верхней части колонки плода. Следовательно, единицей распространения у этого вида являются семена. У *G. divaricatum* же наблюдается противоположное: колонка плода развита слабо, створки его не раскрываются на растении и не освобождают семена, а плод опадает вместе с семенами, т. е. единицей распространения у этого вида являются не

семена, а плод целиком. Мы считаем, что эти особенности плода не позволяют относить виды *G. sibiricum* и *G. divaricatum* к одной и той же секции. *G. sibiricum* следует удалить из секции *Divaricata*. По-видимому, необходимо согласиться с мнением Knuth (1912, 1931) и вновь перенести этот вид с одноцветковыми цветоносами в секцию *Sibirica*, для которой присутствие одноцветкового цветоноса является характерным.

Секция 6. *Rotundifolia* Gams, 1924, in Hegi, Ill. Fl. Mitteleur. 4, 3 : 1668; Бобров, 1949, Фл. СССР, 14 : 51.

Тип: *G. rotundifolium* L.

17. *G. rotundifolium* L. 1753, Sp. Pl. : 683; Ledeb. 1842, Fl. Ross. 1 : 470; Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenreich, 53 : 55; Бобров, 1949, Фл. СССР, 14 : 56; Воробьев и др. 1966, Опред. раст. Прим. и Приам. : 250; Ворошилов, 1982, Опред. раст. сов. Дальн. Вост. : 382. — Герань округлолистная.

Заносный вид, по сорным местам. — Советский Дальн. Вост.: «г. Владивосток, Прим. обл., Суйфунская ул., у здания пожарной команды . . ., 12 VIII 1931, И. В. Попов» (LE). Общее распространение: Европ. ч. СССР, Кавказ, Ср. Азия, Приатл. и Ср. Евр., Средиз., Балк.-Малоаз., Иран. Описан из Европы; тип: «in Europae cultis» (BM).

Автор благодарит своего научного руководителя В. В. Письяукову за советы и помошь в написании статьи.

ЛИТЕРАТУРА

Бобров Е. Г. Род Герань — *Geranium* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 14. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949, с. 2—62. — *Ворошилов В. Н.* Флора советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1966. 478 с. — *Ворошилов В. Н.* Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с. — *Харкевич С. С.*, *Буч Т. Г.*, *Якубов В. 3.*, *Ященкова Г. В.* Материалы к изучению флоры Аяно-Майского района Хабаровского края. — Нов. сист. высш. раст., 1983, т. 20, с. 203—224. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Cronquist A.* An integrated system of classification of flowering plants. New York : Columbia Univ. Press, 1981. 1262 p. — *Franchet A.*, *Savatier L.* Enumeratio plantarum in Japonia sponte crescentium. Vol. 2. Parisiis: Bibliopolam, 1877—1879. 789 p. — *Gams H. Geraniaceae* Juss. — In: *Hegi G.* Illustrierte Flora von Mittel-Europa. Bd 4, Teil 3, München : Lehmanns 1924, S. 1656—1726. — *Kitagawa M.* Neo-Lineamenta florae Manchuricae or enumeration of the spontaneous vascular plants hitherto known from Manchuria (North Eastern China), together with their synonimy and distribution. Vaduz : Cramer, 1979. 715 p.— *Knuth R. Geraniaceae* Juss. — In: *Engler A.* Das Pflanzenreich, regni vegetabilis conspectus. Hf 53. Leipzig : Engelmann, 1912. 640 S. — *Knuth R. Geraniaceae* Juss. — In: *Engler A.*, *Prantl K.* Die natürlichen Pflanzenfamilien. Aufl. 2, Bd 19a. Leipzig : Engelmann, 1931, S. 43—66. — *Komarov V. L.* Species novae Florae Asiae Orientalis (Manshuriae et Koreae borealis). — Acta Hort. Petropol., 1901, vol. 18, N 3, p. 419—449. — *Maximowicz C. I.* Diagnoses plantarum novarum asiaticarum. — Bul. Acad. Sci. Pétersb., 1880, vol. 26, p. 451—467. — *Nakai* T. A synoptical sketch of Korean flora. — Bul. Nat. Sci. Mus. (Tokyo), 1952, N 31, p. 1—152. — *Ohwi J.* Flora of Japan. Washington : Smithsonian Inst., 1965. 1067 p. — *Rouy G.* Flore de France. T. 4. Paris : Deyrolle, 1897. 313 p.

Ленинградский государственный педагогический институт.

Получено 12 V 1985.

УДК 582.89(575.4)

Бот. журн., т. 70, № 12

А. М. Гельдиханов

ЗАМЕТКИ О ВИДАХ РОДА *TORILIS* (*APIACEAE*) ФЛОРЫ ТУРКМЕНИИ

A. M. GELDIKHANOV. NOTES ON THE SPECIES OF THE GENUS *TORILIS* (*APIACEAE*) IN THE FLORA OF TURKMENIA

При критическом пересмотре зонтичных Туркмении, предпринятом нами в связи с подготавливаемым к печати томом «Определителя растений Туркмении», мы обнаружили ряд таксонов, ранее не известных на территории республики. Некоторые результаты этой ревизии мы излагаем ниже.

Род Torilis Adans.

1. При обработке рода *Torilis* оказалось, что на территории Туркмении встречаются не 3 вида (*T. nodosa* (L.) Gaertn., *T. leptophylla* (L.) Reichenb. fil. и *T. arvensis* (Huds.) Link), как указывалось во «Флоре Туркмении» (Коровин, 1950) и «Флоре СССР» (Шишкин, 1950), а 4. Среди изученных гербарных материалов, хранящихся в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) и Институте ботаники АН ТССР, а также среди личных сборов был обнаружен и *T. stocksiana* (Boiss.) Drude. Этот вид описал E. Boissier (1859) как *Caucalis stocksiana* Boiss. с территории Ирана.

Для территории азиатской части России (в том числе и для Туркмении) впервые его указал Б. М. Козо-Полянский (1920) как разновидность *Anthriscus leptophylla* (L.) K.-Pol., но в более ранней своей работе он (Koso-Poljansky, 1916) считал его самостоятельным видом *A. stocksiana* (Boiss.) K.-Pol.

При обработке кавказских зонтичных А. А. Гроссгейм (1932) указал *Torilis stocksiana* (Boiss.) Grossh.[1] для флоры Кавказа с довольно широким ареалом. Б. К. Шишкин (1950) во «Флоре СССР» исключил этот вид с территории СССР, указав, что его ареал ограничен Белуджистаном, Южным Ираном и Аравией. Тем не менее во всех последующих обработках семейства зонтичных для Кавказа (Карягин, 1955; Тамамшян, 1967) авторы указывают данный вид.

Современные авторы среднеазиатских республиканских «Флор» не приводят этот вид в своих обработках. Как оказалось, он встречается в Туркмении, причем, по нашему мнению, это «хороший» вид, который легко отличается от *T. leptophylla* и *T. nodosa* рядом признаков — поверхностью и формой плода, опушенностью и поверхностью шипиков.

T. stocksiana (Boiss.) Drude, 1898, in Engler und Prantl, Nat. Pflanzenfam. 3, 8 : 156. — *Caucalis stocksiana* Boiss. 1859, Diagn. Pl. Or., ser. 2, 6 : 89. — *Anthriscus stocksiana* (Boiss.) K.-Pol. 1916, Bull. Soc. Nat. Moscou, 29 : 151. — *A. leptophylla* var. *stocksiana* (Boiss.) K.-Pol. 1920, Тр. Гл. бот. сада, 36, 1 : 97. — *Torilis stocksiana* (Boiss.) Grossh. 1932, Фл. Кавк. 3 : 134, comb. superfl.; Гроссг. 1949, Опред. раст. Кавк.: 218; Тамамш. 1967, в Гроссг. Фл. Кавк. 2, 7 : 43. — *T. stocksiana* (Boiss.) K.-Pol. ex Karjag. 1955, Фл. Азерб. 6 : 394, табл. 37, рис. 2. — Пузырник Стокса.

Тип: «. . .in Ditione Beloutschistan circa Khordar (Griffith)».

Мы считаем необходимым перечислить экземпляры, обнаруженные нами в природе и в гербарии для территории Туркмении: Зап. Копетдаг: Каракалинский р-н: ущелье Кош-Темир, 21 V 1980, А. Гельдиханов (ASH); западнее родника Пархай, по дну ущелья, 15 V 1980, он же (ASH); на склонах гор ущелье Алты-Бай, под деревьями, 31 V 1980, он же (ASH); Kisil-owa, 24 V 1901, N 1795, P. Sintenis (LE). Центр. Копетдаг: 40 км западнее Ашхабада, глинистая пустыня, залежь, 18 V 1962, И. А. Губанов (LE); Махтум-кала (в посевах люцерны), 4 VI 1930, № 242, В. В. Меффет-Абрамович (LE).

2. Еще одно интересное растение из родства *T. arvensis* было найдено в Западном Копетдаге во время работ Туркестанской экспедиции БИН АН СССР. При сравнении этого растения со всеми видами и вариациями родства *T. arvensis* (Hegi, 1926; Rechinger, Riedl, 1961, и др.) выяснилось, что подобные растения не описаны. Поскольку исследованные нами плоды были незрелыми, мы не рискуем описать его в ранге вида, однако в том, что это совершенно особая раса родства *T. arvensis*, мы не сомневаемся.

T. arvensis (Huds.) Link subsp. turcomanica Geldykhanov subsp. nov. — Caulis inferne subsulcatus, superne angulatus, pilis appressis brevibus tectus; folia bipinnatisecta, partitionibus ovali-lanceolatis pinnatisectis 10—20 mm lg., laciniis terminalibus lanceolatis. Umbellae longe pedunculatae, 4—8-radiatae, involucris nullis; umbellulae 15—20-florae, interiores masculae, involuvelliphyllis 6—8 lanceolato-linearibus; petala alba, extus setulosa, exteriora vix amplificata. Mericarpia jugis secundariis breviter aculeatis, setulosis, setulis aculeos duplo superantibus.

---

[1] Комбинация Гроссгейма оказалась излишней. Она была осуществлена значительно раньше O. Drude (1898).

Typus: Turcomania, Kopetdag occidentalis, distr. Karakala, in angustiis Iol-dere, ad fundum angustiarum, 13 VI 1983, A. Geldychanov (LE).

Affinitas. A *T. arvensis* subsp. *arvensi* mericarpio aculeis quam setulae multo brevioribus (nec multo longioribus) tecto, necnon laciniis foliorum profunde dissectis differt.

Стебель внизу слабобороздчатый, выше угловатый, покрыт короткими прижатыми волосками; листья дважды перисто-рассеченные, с овально-ланцетовидными перисто-рассеченными участками 10—20 мм дл., конечные доли ланцетные. Зонтики на длинных ножках, 4—8-лучевые, обертки отсутствуют; зонтички 15—20-цветковые, внутренние мужские, листочков оберточки 6—8, ланцетно-линейных; лепестки белые, снаружи покрыты щетинками, наружные чуть увеличенные. Шипы на плодах (вторичных ребрах) короткие, щетинки на ребрах в 2 раза длиннее шипов.

Тип: «Туркмения, Западный Копетдаг, Каракалинский р-н, ущелье Иолдере, по дну ущелья, 13 VI 1983, А. Гельдиханов» (LE).

Родство. От *T. arvensis* subsp. *arvensis* отличается шипами на плодах в несколько раз короче щетинок (у subsp. *arvensis* шипы плода в несколько раз превышают длину щетинок) и более глубоко рассеченными долями листовой пластинки.

Ниже приводим ключ для определения видов рода *Torilis* флоры Туркмении.

1. Зонтики расположены на очень коротких ножках (почти сидячие), лучи зонтика очень короткие (до 0.5 мм дл.). Наружные мерикарпии покрыты шипиками, а внутренние — туповатыми бугорками . . . . . *T. nodosa*.

\+ Зонтики расположены на более длинных ножках (от 1.5 до 5, реже 7 мм дл.). Все мерикарпии покрыты однородными шипиками . . . . 2.

2. Лучей зонтика 5—8. Листья слаборассеченные, с продолговато-ланцетными верхушечными дольками (20 мм дл.) . . . . 3.

\+ Лучей зонтика 2—3. Листья сильнорассеченные, с коротко-линейными верхушечными дольками . . . . 4.

3. Доли листовой пластинки глубоко надрезанные, шипы плода короткие, в несколько раз короче щетинок . . . . *T. arvensis* subsp. *turcomanica*.

\+ Доли листовой пластинки надрезанные, шипы плода длинные, намного превышают длину щетинок . . . . *T. arvensis* subsp. *arvensis*.

4. Плод продолговатый, густо усажен гладкими шипиками. Между первичными и вторичными ребрами видна узкая полоса ложбинки . . . . *T. leptophylla*.

\+ Плод яйцевидно-овальный, густо усажен шероховатыми шипиками. Между первичными и вторичными ребрами полоса ложбинки не видна . . . . *T. stocksiana*.

ЛИТЕРАТУРА

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Т. 3. Тифлис, 1932. 410 с. — *Карягин И. И. Torilis* Adans. — В кн.: Флора Азербайджана. Т. 6. Баку: Изд-во АН АзССР, 1955, с. 394. — *Козо-Полянский Б. М. Umbelliferae — Pachystereomeae* Азиатской России. — Тр. Гл. бот. сада, 1920, т. 36, вып. 1, с. 97. — *Коровин Е. П. Torilis* Adans. — В кн.: Флора Туркмении, т. 5. Ашхабад: Изд-во АН ТССР, 1950, с. 187—189. — *Тамамшян С. Г. Torilis* Adans. — В кн.: *Гроссгейм А. А.* Флора Кавказа, изд. 2-е, т. 7. М.; Л.: Наука, 1967, с. 43. — *Шишкин Б. К. Torilis* Adans. — В кн.: Флора СССР. т. 16. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950, с. 153—164. — *Boissier E.* Diagnoses plantarum orientalium novarum, 1859, sér. 2, N 6. 148 p. — *Drude O. Umbelliferae.* — In: *A. Engler*, *K. Prantl*. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 1898, Bd 8, Hf 3, S. 63—250. — *Hegi G.* Illustrierte Flora von Mittel-Europa, Bd 5, Teil 2. München, 1926, S. 677—1562. — *Koso-Poljansky B.* Scidophytorum systematis lineamenta. — Bul. Soc. Nat. Moscou, 1916, t. 29, p. 151. — *Rechinger K. H.*, *Riedl H.* Notizen zur Orient-Flora. Neue und bemerkenswerte Umbelliferen aus Iraq und Iran. I. — Anz. Österr. Akad. Wiss. Math.-Naturwiss. Kl., 1961, Jg. 98, N 1—14, S. 222—227.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 30 X 1984.

УДК 582.912.4 : 631.175 Бот. журн., т. 70, № 12

В. В. Шутов

ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА УРОЖАЙНОСТЬ *VACCINIUM MYRTILLUS* И *OXYCOCCUS PALUSTRIS* (*ERICACEAE*)

V. V. SHUTOV. THE EFFECT OF ECOLOGICAL FACTORS UPON THE PRODUCTIVITY OF *VACCINIUM MYRTILLUS* AND *OXYCOCCUS PALUSTRIS* (*ERICACEAE*)

Рассматриваются данные об урожайности черники и клюквы в 1975—1982 гг. в 7 лесных и 4 болотных ассоциациях подзоны южной тайги. Обсуждаются данные дисперсионных и регрессионных анализов влияния экологических факторов на урожайность этих видов. Найдены уравнения зависимости регрессии урожайности от гидротермического коэффициента и относительной освещенности. Определен средний уровень реализации потенциальной урожайности черники и клюквы за период исследований.

Черника *Vaccinium myrtillus* L. и клюква *Oxycoccus palustris* Pers. широко распространены в лесной зоне нашей страны, играют большую роль в сложении лесных и болотных фитоценозов, являясь доминантами и содоминантами кустарничкового яруса. Плоды названных видов обладают ценными пищевыми и лекарственными свойствами. В связи с этим интерес к чернике и клюкве очень высок.

Цель наших исследований — определение характера и степени влияния основных экологических факторов на урожайность черники и клюквы. Полевые работы проводили в 1975—1982 гг. в 8 лесхозах Костромской, Ярославской и Вологодской областей, относящихся к центральному району подзоны южной тайги. Район исследований представляет собой плоскохолмистую равнину бассейна верхней Волги и ее притоков — Унжи, Немды, Костромы, Мологи. Климат района умеренно континентальный. Было заложено 85 пробных площадей размером от 0.1 до 0.3 га и выполнено 8 маршрутных обследований в 7 лесхозах. Исследовали 7 лесных ассоциаций: ельник кисличнo-черничный; сосняки майниково-черничный, снытево-черничный, чернично-зеленомошный, чернично-долгомошный и чернично-сфагновый; березняк чернично-вейниковый, и 4 болотных: кустарничково-пушицево-сфагновая, пушицево-осоково-сфагновая, сосняк кассандрово-сфагновый и сосняк осоково-сфагновый. На пробных площадях и во время маршрутных обследований определяли урожай ягод путем закладки учетных площадок 1×1 м через 2—3 м ходовой линии на занятой ягодником площади и относительную освещенность на уровне яруса ягодных растений по методике В. А. Алексеева (1963). Число площадок устанавливали общепринятым способом в зависимости от степени варьирования урожая (Василевич, 1974); во всех случаях оно было не менее 50. На ключевых пробных площадях проводили фенологические наблюдения по методике И. Н. Бейдеман (1974), метеонаблюдения — с помощью недельных термографов М-16, учет сохранности репродуктивных органов черники и клюквы — на стационарных учетных площадках. Для расчета гидротермического коэффициента использовали данные ближайших к пункту исследований метеостанций. В обработке полевых материалов применяли математические методы дисперсионного и регрессионного анализов, достоверность результатов которых определяли методом Фишера по доверительному уровню 0.95 (Плохинский, 1970).

Разные экологические факторы действуют на растение одновременно и совместно, причем действие каждого фактора в большой степени зависит от так называемого экологического фона, представляющего собой количественное выражение всех других факторов (Горышина, 1979). Влияние экологических факторов на урожайность черники и клюквы зависит как от силы, срока, продолжительности воздействия отдельного какого-либо фактора, так и от сочетания различных факторов. Сочетания климатических факторов обусловливают погодные условия разных лет: в 1975—1982 гг. они характеризовались большим разнообразием по количеству тепла и осадков. Местообитания черники и клюквы на каждой конкретной пробной площади в свою очередь представляют собой

различные варианты сочетания фитоценотических факторов в соответствии с особенностями фитоценозов.

Характер влияния комплекса экологических факторов различен. Для выяснения этого влияния в 1979—1982 гг. в Судиславском лесхозе Костромской обл. проанализировано плодоношение черники и клюквы на 16 пробных площадях, расположенных на расстоянии не более 10 км друг от друга, поэтому погодные условия для всех пробных площадей практически можно считать одинаковыми. Пробные площади различались своей принадлежностью к той или иной ассоциации и по относительной освещенности: у черники последняя варьировала от 5 до 28 % от освещенности на открытом месте, у клюквы — от 40 до 92 %. Следовательно, по сочетанию фитоценотических факторов пробные площади довольно заметно различались.

На основе полученных материалов составили дисперсионный комплекс, где вариантами климатических факторов были погодные условия 1979—1982 гг., а фитоценотических — разные ассоциации: для черники — ельник кисличночерничный, сосняки майниково-черничный и чернично-сфагновый, березняк чернично-вейниковый, для клюквы — все изучаемые болотные ассоциации. Повторностями служили учетные площадки. Общий объем комплекса у черники составил 1140, у клюквы — 1327 повторностей. Результативным признаком являлась урожайность черники и клюквы на учетных площадках. Материалы дисперсионного анализа представлены в табл. 1.

ТАБЛИЦА 1

Дисперсионный анализ данных о влиянии климатических и фитоценотических факторов на урожайность черники и клюквы, г/м²

Источник варьирования	Сумма квадратов отклонений	Степени свободы	Дисперсия	Квадрат корреляционного отношения	Критерий Фишера	
					фактический	табличный
Черника						
Общий	144275	1139				
Случайный	35419	1124	32	0.25		
Факториальный	108856	15	7257	0.75	227	1.7
погодные условия	19552	3	6517	0.14	204	2.6
ассоциации	20998	3	6999	0.14	219	2.6
взаимодействия групп факторов	68306	9	7589	0.47	843	1.9
Клюква						
Общий	161779	1326				
Случайный	95616	1311	73	0.59		
Факториальный	66163	15	4411	0.41	60	1.7
погодные условия	38008	3	12669	0.23	171	2.6
ассоциации	7290	3	2430	0.05	33	2.6
взаимодействия групп факторов	20865	9	2318	0.13	31	1.9

Как видно из табл. 1, 75 % варьирования урожайности черники определяется различиями между вариантами учтенных факторов, причем на группы климатических и фитоценотических факторов приходится по 14 %, взаимодействие обеих групп факторов — 47. Сильное влияние взаимодействия групп факторов говорит о том, что погодные условия оказывают разное влияние на различных пробных площадях, т. е. роль фитоценотических факторов в формировании урожаев черники довольно велика.

Варьирование урожайности клюквы, определяемое различиями между вариантами учтенных факторов, значительно слабее. Оно составляет 41 %, из них на группу климатических факторов приходится 23, фитоценотических — 5, на взаимодействие обеих групп факторов — 13 %, т. е. влияние фитоценотических факторов на плодоношение клюквы существенно меньше, чем климатических. К такому же мнению пришел и П. Н. Токарев (1982) при анализе факторов плодоношения клюквы в условиях южной Карелии.

В течение всего периода наших наблюдений полного неурожая ягод черники практически не отмечено ни на одной пробной площади (табл. 2). При любой погоде имеются такие местообитания, где условия складываются более или менее благоприятно для плодоношения черники. Даже в очень холодном и дождливом 1978 г., когда в районе исследований выпало 1.5—2 нормы осадков и среднемесячная температура воздуха в мае—августе была на 2—3° ниже нормы, урожайность черники на отдельных пробных площадях достигала 161 кг/га. Это единственный год, в котором почти повсеместно урожай ягод черники не достиг промышленного уровня, условно принимаемого большинством исследователей выше 100 кг/га. Наиболее высокая урожайность (240 кг/га) и ее равномерность по разным типам фитоценозов отмечались в 1977 г. с умеренным количеством осадков и тепла.

ТАБЛИЦА 2

Урожайность черники и клюквы в разные годы

Год	Число учетных площадок 1 × 1 м	Урожайность, кг/га		
		минимальная—максимальная	$M \pm m$	σ
		Черника		
1976	383	15—325	98±4	78
1977	169	200—266	240±4	52
1978	387	8—161	33±3	59
1979	420	3—360	103±2	41
1980	1369	35—423	166±1	37
1981	1849	1—494	165±1	43
1982	1296	1—463	174±1	36
		Клюква		
1975	1190	0—409	119±4	138
1976	2070	2—170	85±2	91
1977	1190	0—113	38±2	69
1978	1156	1—119	50±2	68
1979	1600	0—7	3±0.1	4
1980	2304	0—357	103±2	96
1981	3600	0—270	58±1	60
1982	1388	18—489	174±4	149

Анализ литературных данных (Розанова, 1934; Беляев, 1938; Ritchie, 1956; Тюлин, 1970; Ellenberg, 1974; Баландина, Вахрамеева, 1980; Черкасов и др., 1981) показал, что для черники характерна широкая экологическая амплитуда, а для клюквы — узкая. Благодаря широкой экологической амплитуде ее местообитания довольно разнообразны. В каждом из них формируется свой особый микроклимат, во многом определяющий ее плодоношение. Фитоценозы, где произрастает черника, имеют, как правило, сомкнутые древесные пологи, которые ослабляют негативное действие на плодоношение заморозков и избыточной инсоляции. Все это способствует стабильной и относительно высокой урожайности черники, малой зависимости плодоношения от климатических факторов. Роль же фитоценотических факторов в ее плодоношении возрастает, и она особенно велика при взаимодействии их с климатическими. При узкой экологической амплитуде клюквы разнообразие ее местообитаний значительно меньше. Кроме того, древесный полог ее местообитаний чаще всего слабосомкнутый или вовсе отсутствует, следовательно, он не имеет существенного защитного значения, поэтому в формировании урожая ягод клюквы увеличивается роль климатических факторов.

Сильная зависимость урожайности клюквы от климатических факторов приводит к тому, что неурожаи ягод у нее по годам и отдельным ассоциациям подзоны южной тайги довольно часты. В 1979 г. полный неурожай ягод клюквы наблюдался во всем районе исследований. В течение 5 лет средняя урожайность клюквы не имела промышленного значения. Максимальная урожайность ее отмечалась во влажном и умеренно теплом 1982 г.

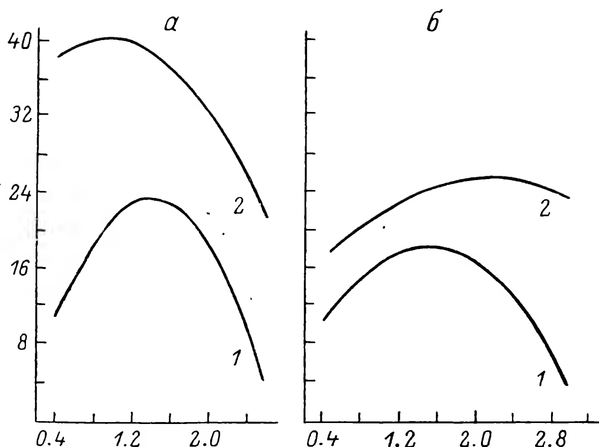


Рис. 1. Урожайность черники и клюквы в зависимости от гидротермического коэффициента.

На оси абсцисс — показатели гидротермического коэффициента; *на оси ординат* — урожайность, г/м²; *а* — черника, *б* — клюква; *1* — фактическая, *2* — потенциальная урожайность.

Важное значение для жизни растений имеют факторы тепла и влаги. Они влияют на растения не изолированно, а в тесном взаимодействии, часто избыток одного фактора вызывает недостаток другого. По нашим наблюдениям, в сухую и теплую погоду в местообитаниях черники и клюквы увеличиваются вероятность и интенсивность ночных заморозков радиационного типа, а во влажную и холодную погоду — заморозков адвективного типа, что приводит в период от начала вегетации до начала формирования плодов к массовому повреждению молодых репродуктивных органов ягодных растений (Шутов, 1983).

Если факторы тепла и влаги действуют на растение в тесном взаимодействии, то имеет смысл рассмотреть зависимость урожайности черники и клюквы от показателя, обобщающего влияние этих факторов. Таким показателем может быть гидротермический коэффициент, который представляет собой отношение суммы осадков к уменьшенной в 10 раз сумме среднесуточных температур за период с температурой воздуха выше 10°. Для его расчета мы использовали данные метеостанций «Кострома» и «Мологский отрог» и материалы фенологических наблюдений. Во все годы наблюдений гидротермический коэффициент был определен для наиболее ответственного периода плодоношения — от начала вегетации до начала формирования плодов. Рассчитанные показатели гидротермического коэффициента и данные ежегодной урожайности черники и клюквы подвергли корреляционному и регрессионному анализам.

Корреляционный анализ показал, что между гидротермическим коэффициентом и урожайностью черники и клюквы проявляется отчетливая криволинейная зависимость. Критерий криволинейности для черники составил 3.65, для клюквы — 3.79 при стандартном его значении 3.49, корреляционное отношение соответственно — 0.82 и 0.93.

Выравнивание эмпирических рядов регрессии способом наименьших квадратов (Плохинский, 1970) позволило вывести уравнения зависимости урожайности от гидротермического коэффициента. Для потенциальной урожайности черники эта зависимость соответствует уравнению $y=33.6+13.6x-7.1x^2$, для фактической — $y=-3.6+38.8x-14x^2$; клюквы соответственно — $y=13.0+11.2x-2.6x^2$ и $y=1.6+21.4x-7x^2$.

Урожайность черники достигает промышленного уровня при гидротермическом коэффициенте от 0.4 до 2.3, но максимальные урожаи чаще всего наблюдаются в интервале 1.2—1.6, когда соотношение тепла и осадков близко к многолетней норме (рис. 1). При значении коэффициента 1.3—1.5 плодоношение черники по разным ассоциациям относительно равномерное.

Промышленные урожаи ягод клюквы отмечаются при значениях коэффициента от 1.4 до 2.6, максимум плодоношения лежит в интервале 1.4—1.8, т. е. в условиях несколько повышенной влагообеспеченности и близкого к норме количества тепла. При значениях гидротермического коэффициента ниже 1.3 урожай ягод клюквы часто близок к нулю, хотя теоретически он мог бы достигать промышленного уровня вплоть до самого низкого показателя коэффициента — 0.4.

Используя данные о среднегодовом отпаде репродуктивных органов черники и клюквы на ключевых пробных площадях, мы на основе фактической урожайности построили эмпирические ряды регрессии потенциальной урожайности

этих ягодников в зависимости от гидротермического коэффициента. Как видно из рис. 1, вершины кривых, или оптимумы потенциальной урожайности, сдвинуты у черники влево, у клюквы вправо по отношению к вершинам или оптимумам фактической урожайности, следовательно, полная реализация потенциальной урожайности при данных климатических условиях района произойти не может. Как следствие этого средний уровень реализации потенциальной урожайности в районе исследований для черники составляет около 50, для клюквы — 35 %.

Следует отметить, что обнаруженная зависимость между урожайностью черники и клюквы и гидротермическим коэффициентом в период от начала вегетации до начала формирования плодов опирается пока на относительно небольшой фактический материал. Для того чтобы экстраполировать эту зависимость на весь район исследований, нужны, по нашему мнению, 20—30-летние наблюдения за плодоношением ягодников в разных ассоциациях обширного региона. По мере накопления данных об урожайности черники и клюквы в разных эколого-фитоценотических условиях открывается перспектива разработки метода краткосрочного прогнозирования их урожаев по гидротермическому коэффициенту.

Урожаи ягод существенно варьировали в разные годы в зависимости от тех растительных ассоциаций, в которых произрастают черника и клюква. Хорошим плодоношением черники (до 494 кг/га) характеризовались сосняки чернично-сфагновые, снытево-черничные, чернично-долгомошные; клюквы (до 489 кг/га) — сосняки кассандрово-сфагновые и пушицево-осоково-сфагновые ассоциации (табл. 3). Разность между средними показателями урожайности черники из различных ассоциаций была достоверной во всех случаях. У клюквы три ассоциации имели довольно близкие показатели урожайности, и только кустарничково-пушицево-сфагновая ассоциация значительно отличалась от них. Это подтверждает наш вывод об относительно небольшом влиянии фитоценотических факторов на урожайность клюквы.

ТАБЛИЦА 3

Урожайность черники и клюквы в разных растительных ассоциациях (1975—1982 гг.)

Ассоциация	Число учетных площадок 1 × 1 м	Урожайность, кг/га		
		минимальная—максимальная	$M \pm m$	σ
Черника				
Ельник кисличнo-черничный	625	1—349	139±2	50
Сосняк майниково-черничный	784	3—276	110±2	56
Сосняк чернично-зеленомошный	1260	0—246	100±2	71
Сосняк снытево-черничный	506	1—423	163±2	45
Сосняк чернично-долгомошный	702	0—422	153±2	53
Сосняк чернично-сфагновый	650	8—494	270±2	51
Березняк чернично-вейниковый	324	2—246	123±2	36
Клюква				
Сосняк кассандрово-сфагновый	3080	0—489	77±2	111
Кустарничково-пушицево-сфагновая	2256	0—250	45±2	95
Пушицево-осоково-сфагновая	2025	0—385	71±3	135
Сосняк осоково-сфагновый	1296	0—306	67±1	36

Следовательно, такой фитоценотический фактор, как принадлежность к определенному типу фитоценоза, играет существенную роль в плодоношении черники и в меньшей степени — клюквы. В сухие и теплые годы (1979, 1981) наибольшие урожаи ягод черники были отмечены в увлажненных фитоценозах (сфагновых, долгомошных), а во влажные и холодные (1978, 1980) — в более сухих (кисличных, майниковых, вейниковых). В годы с интенсивными заморозками (1975, 1979, 1981) клюква плодоносила только в ассоциациях с плотным осоковым и пушицевым покровом.

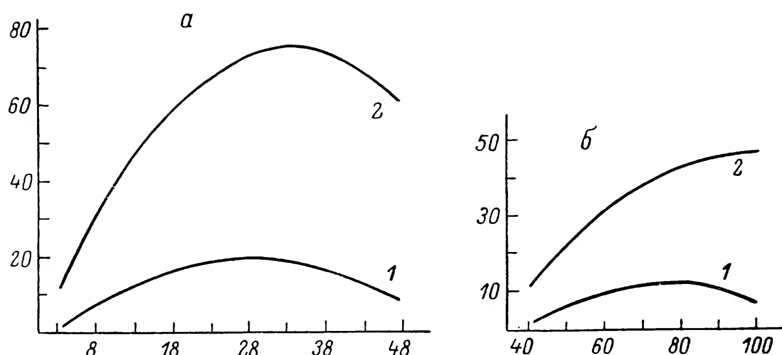


Рис. 2. Урожайность черники и клюквы в зависимости от освещенности.

На оси абсцисс — относительная освещенность, %; остальные обозначения, как на рис. 1.

Среди всех фитоценотических факторов наиболее существенным для плодоношения черники и клюквы оказывается сомкнутость над ними древесных и кустарниковых ярусов. Показателем, отражающим степень сомкнутости этих ярусов, является освещенность на уровне яруса ягодников. Освещенность выступает как бы связующим звеном между климатическими и фитоценотическими факторами. Влияние ее на урожайность черники и клюквы достоверно и может составить соответственно 60 и 46 % от всей суммы действующих факторов (табл. 4).

ТАБЛИЦА 4

Дисперсионный анализ данных о влиянии освещенности на урожайность черники и клюквы, г/м²

Источник варьирования	Сумма квадратов отклонений	Степени свободы	Дисперсия	Квадрат корреляционного отношения	Критерий Фишера	
					фактический	табличный
Черника						
Общий	27361	513				
Случайный	10808	510	21	0.40		
Факториальный	16553	3	5518	0.60	260	3.8
Клюква						
Общий	14556	494				
Случайный	7854	492	16	0.54		
Факториальный	6702	2	3351	0.46	210	3.0

При построении дисперсионного комплекса (табл. 4) в качестве вариантов фактора освещенности для черники были взяты пробные площади сосняков снытево-черничных с относительной освещенностью на уровне ее яруса 6, 14, 20 и 25 %, для клюквы — пробные площади сосняков кассандрово-сфагновых с относительной освещенностью 40, 60 и 78 %. Результативным признаком являлась урожайность растений на учетных площадках, заложенных на этих пробных площадях.

Сопряженный анализ многолетних данных об урожайности черники и клюквы на пробных площадях, материалов маршрутных исследований и показателей относительной освещенности на уровне ярусов ягодников позволил построить регрессии и способом наименьших квадратов найти их уравнения и выравнять эмпирические ряды. Зависимость потенциальной урожайности черники от относительной освещенности соответствует уравнению $y = -2.54 + 4.66x - 0.07x^2$, фактической — $y = -4.21 + 1.69x - 0.03x^2$; клюквы соответственно — $y = -53.21 + 1.99x - 0.01x^2$ и $y = -34.646 + 1.213x - 0.008x^2$. Оказалось, что урожайность обоих видов при увеличении освещенности возрастает, достигая максимума у черники при 28, а у клюквы — при 75 % (рис. 2). Дальнейшее увеличе-

ние освещенности ведет к снижению урожайности, особенно резкому у черники. Снижение урожайности вызвано в первую очередь негативным влиянием заморозков, действие которых возрастает с увеличением освещенности. Отпад репродуктивных органов у черники при освещенности выше 45 и у клюквы выше 90 % достигал после заморозков 95—99 %. При освещенности более 45 % черника страдает также от сильной инсоляции, в результате которой происходит усыхание ее годичных побегов.

Расчет потенциальной урожайности по числу бутонов при разном уровне освещенности показал, что у клюквы она может возрастать вплоть до освещенности открытого места, а у черники — до 33 % от освещенности на открытом месте, следовательно, оптимумы потенциальной и фактической урожайности не совпадают. Оптимум фактической урожайности черники сдвинут влево по отношению к оптимуму потенциальной урожайности на 5, клюквы — на 25 %. Этот факт указывает на то, что при благоприятных погодных условиях возможно хорошее плодоношение черники и клюквы при высоких уровнях освещенности — соответственно 35—45 и 90—100 %. Однако в период наших наблюдений такое явление не отмечено.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев В. А. К методике измерения освещенности под пологом леса. — Физиол. раст., 1963, т. 10, вып. 2, с. 211—218. — *Баландина Т. П., Вахрамеева М. Г.* Черника обыкновенная. — В кн.: Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1980, № 5, с. 132—146. — *Бейдеман И. Н.* Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск : Наука, 1974. 154 с. — *Беляев И. М.* Клюква обыкновенная — *Oxycoccus palustris* Pers. — Зап. Лен. плодоовощ. ин-та. Л.: Изд-во ЛПОИ, 1938, вып. 3, с. 125—181. — *Василевич В. И.* Оценка точности определения биомассы и возможности экстраполяции данных. — Растит. ресурсы, 1974, т. 10, вып. 2, с. 195—203. — *Горышина Т. К.* Экология растений. М.: Высш. школа, 1979. 368 с. — *Плохинский Н. А.* Биометрия. М.: Изд-во МГУ, 1970. 367 с. — *Розанова М. А.* Обзор литературы по родам *Vaccinium* L. (бруснике, чернике и голубике) и *Oxycoccus* (Tourv.) Hill (клюкве). — Тр. по прикл. бот. ген. и сел., 1934, сер. 8, № 2, с. 121—186. — *Токарев П. Н.* Анализ влияния некоторых экологических факторов на динамику урожайности клюквы в южной Карелии. — В кн.: Эколого-биологические особенности и продуктивность растений болот. Петрозаводск, 1982, с. 5—33. — *Тюлин С. Я.* О влиянии относительной освещенности и нанорельефа на урожайность черники и клюквы. — Растит. ресурсы, 1970, т. 6, вып. 2, с. 197—205. — *Черкасов А. Ф., Буткус В. Ф., Горбунов А. Б.* Клюква. М.: Лесн. пром-сть, 1981. 214 с. — *Шутов В. В.* Влияние разных факторов на плодоношение черники. — В кн.: Проблемы продовольственного и кормового использования недревесных и второстепенных лесных ресурсов. Тез. докл. Всес. совещ. Красноярск, 1983, с. 111. — *Ellenberg H.* Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas. — Scripta Geobot. Göttingen, 1974, vol. 9. S. 207—212. — *Ritchie J. C.* Biological flora of the British Isles: *Vaccinium myrtillus* L. — J. Ecol., 1956, vol. 42, N 1, p. 291—299.

Лесная опытная станция ВНИИЛМа,
Кострома.

Поступило 14 III 1985.

УДК 581.52+577.95

Бот. журн., т. 70, № 12

Н. П. Лубягина

ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА *TROLLIUS ASIATICUS* (*RANUNCULACEAE*)

N. P. LUBJAGINA. ECOLOGICAL AND BIOLOGICAL CHARACTERISTICS OF *TROLLIUS ASIATICUS* (*RANUNCULACEAE*)

Приведены данные по экологии, биологии, прорастанию семян, начальным этапам онтогенеза *Trollius asiaticus*. Отмечено своеобразие срастания семядолей и появления первого настоящего листа, не характерных для видов рода *Trollius*.

Одним из методов охраны растений является их интродукция в искусственные растительные сообщества. Изучение *Trollius asiaticus* L. связано с внедрением его в искусственные фитоценозы черневой тайги и паркового лиственнич-

ного леса, создающиеся в Центральном сибирском ботаническом саду. Углубленное изучение необходимо как для прогноза успеха интродукции, так и для научного обоснования охраны вида.

Материал и методика

Trollius asiaticus — купальница азиатская, корневищный гемикриптофит, имеет дизъюнктивный ареал («Флора Западной Сибири», 1931; «Флора СССР», 1937). Это высокодекоративное и красивоцветущее растение сильно страдает от неумеренных сборов и вблизи населенных пунктов в массе уничтожается. Вид внесен в региональную Красную книгу («Редкие и исчезающие растения Сибири», 1980).

Изучение купальницы азиатской в природных условиях проведено в черневой тайге Кузнецкого нагорья (Горная Шория, Куздеевский липовый остров, 300—500 м над ур. м.), в парковом лиственничном лесу Центрального Алтая (Ябоганский перевал, 1200—1500 м) и в сосново-березовом лесу Новосибирской обл. (130—150 м). Для изучения морфоструктуры брали по 25 модельных растений с каждого участка. Массу семян (100 шт) определяли в воздушно-сухом состоянии в 8 повторностях. Семена проращивали в чашках Петри на прокаленном песке при температуре 18—20°С на свету и в темноте, а также в холодильнике при температуре 0—4°, при постоянном увлажнении. Измерения (25 шт) проводили при помощи окуляр-микрометра микроскопа МБС-1. Измеряли длину и ширину семени, эндосперма, зародыша и его частей. Этапы онтогенеза наблюдали на разновозрастных особях от проростков до взрослого генеративного состояния, обращали внимание на периоды от появления семядолей до первого настоящего листа, от первого до второго и т. д. с измерением всех частей растений и последующей гербаризацией.

Результаты и их обсуждение

По многолетним наблюдениям в природных условиях, цветение растений купальницы азиатской в Новосибирской обл. начинается в последней декаде мая и продолжается почти весь июнь (рис. 1). В черневой тайге Кузнецкого нагорья срок цветения незначительно сдвигается в зависимости от экспозиции склона, а на Алтае — и от высоты над уровнем моря. Купальница азиатская обладает широкой экологической амплитудой (Лучник, 1951; Малышев, 1965; Игошина, 1968; Красноборов, 1976), обусловившей большую вариабельность морфологических признаков побегов, листьев, семян (см. таблицу).

Семена созревают во второй половине июля. Плод состоит из листовок, собранных в головку 20—25 мм дл. При созревании семян створки листовок раскрываются в верхней части; в нижней, не раскрывшейся части семена сохраня-

Характеристика *Trollius asiaticus* в разных местообитаниях

Признак	Новосибирская обл.		Кемеровская обл.		Центральный Алтай
	пойма р. Зырянки	южный микросклон, разреженный сосново-березовый лес	пойма р. Большой Тёш	юго-восточный склон, разреженный пихтово-осиновый лес	северо-западный склон, долина ручья, разреженный лиственничный лес
	№ участка				
	1	2	3	4	5
Высота растений, см	90.0	65.0	88.3	76.8	89.6
Длина листа, см	7.5	6.3	10.5	6.7	9.3
Ширина листа, см	8.4	6.1	12.0	7.6	11.7
Диаметр цветка, см	4.3	3.3	4.1	3.9	4.5
Вес 1000 семян, мг	420.0	390.0	500.0	450.0	900.0
Длина эндосперма, мм	1.50	1.47	1.51	1.49	1.7
Ширина эндосперма, мм	0.93	0.90	0.98	0.99	1.12
Длина зародыша, мм	0.43	0.40	0.46	0.46	0.55
Отношение длины зародыша к длине эндосперма	28.4	27.2	30.4	30.8	32.3

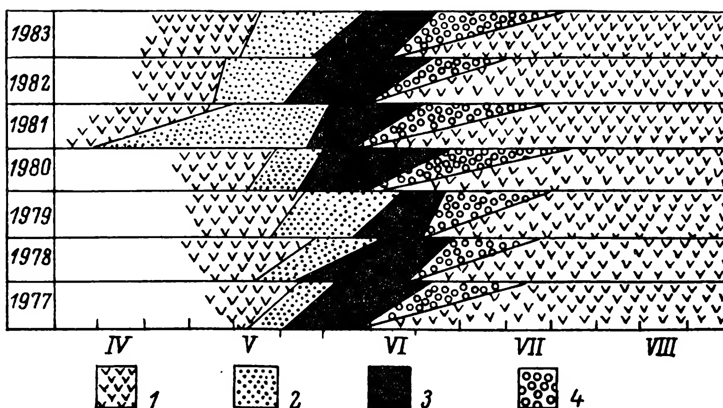


Рис. 1. Феноспектр *Trollius asiaticus*.

1 — вегетация, *2* — бутонизация, *3* — цветение, *4* — плодоношение.

ются до конца августа, а иногда и позже, до полного полегания генеративных побегов. Семена темно-коричневые, мелкосетчатые, округло-эллиптические тупотрехгранные. Вес 1000 семян колеблется от 390 до 900 мг (см. таблицу), что стоит в прямой зависимости от климатических условий года и местообитания материнских растений (Лубягина, 1971). В эндосперме семени возле микропилярного отверстия заключен двухсемядольный зародыш, длина которого не превышает $^1/_3$ длины эндосперма. На размер семян и их частей большое влияние оказывают экологические условия произрастания растений, в меньшей степени это влияние сказывается на отношении длины зародыша к длине эндосперма, в большей — на массе 1000 семян.

По биологии прорастания семян купальницы азиатской в литературе данных мы не обнаружили. Есть указание, что для получения всходов семена лучше высевать осенью в год сбора, а при весенних посевах необходима стратификация в продолжение 4—4.5 месяцев (Лучник, 1951). В нашем опыте при пониженной температуре прорастание семян началось через 45 дней после закладки. Число проросших семян колебалось от 2 до 8—9 в продолжение всего опыта, длившегося 4 года. При температуре 18—20° в темноте и на свету прорастание семян не наблюдалось.

При посеве свежесобранных семян в грунт дружные всходы появились весной следующего года. В зрелых семенах, осыпающихся с материнских растений в июле—августе, при благоприятных условиях происходит рост зародыша в течение осенних месяцев; пониженные зимние температуры, видимо, ускоряют этот процесс, и весной, в конце мая, семена прорастают. При весеннем посеве часть семян (60—70 %) прорастает весной следующего года. Непроросшие (40—30 %) сохраняют жизнеспособность и прорастают еще через год.

Прорастание надземное, гипокотиль выносит на поверхность две очень мелкие темно-зеленые блестящие семядоли 4 мм дл. и 2 мм шир., несколько увеличивающиеся в размере к началу появления первого настоящего листа. Черешки семядолей срастаются на $^2/_3$ своей длины, образуя трубку, внутри которой находится почечка. Различная степень срастания семядолей может быть систематическим признаком секций в пределах рода (Штейнберг, 1946), но у вида *Trollius chinensis* Bunge (рис. 2, *2*), принадлежащего к той же секции, что и *T. asiaticus* (Зиман, 1977), черешки семядолей несросшиеся. В работе С. Н. Зиман (1983), где подробно рассматриваются различные признаки видов рода *Trollius*, на основании которых автор объединяет виды в биоморфогруппы, к сожалению, совершенно нет указаний на степень срастания семядолей. между тем признаки, проявляющиеся на ранних этапах индивидуального развития, — наиболее ценный материал для определения родственных связей внутри таксонов различного ранга. У проростков сохраняются древние черты строения, обусловленные медленным изменением в ходе эволюции, и изучение их морфологии имеет большое значение при установлении экологической природы и филогении видов (Васильченко, 1936, 1941; Тахтаджян, 1954).

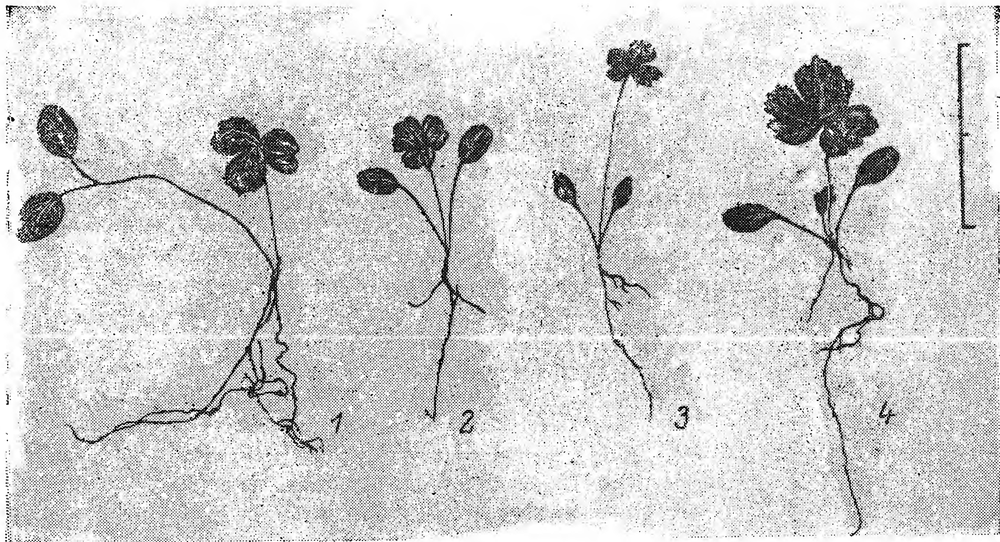


Рис. 2. Развитие проростков видов рода *Trollius*.
1 — T. asiaticus, 2 — T. chinensis, 3 — T. pumilus, 4 — T. europaeus.

У проростков *T. pumilus* D. Don (рис. 2, *3*) и *T. europaeus* L. (рис. 2, *4*) черешки семядолей также несросшиеся. Очевидно, у большинства видов этого рода семядоли несросшиеся, так как во всей доступной литературе по роду *Trollius* только в одной работе (Васильева, 1974) есть упоминание о срастании черешков семядолей у *T. asiaticus*; у других видов этот признак не отмечен. Так как одной из существенных функций семядолей является защита почечки от внешних воздействий, можно предположить, что формирование и эволюция этого вида проходили в более суровых экологических условиях. Наличие семядольной трубки у проростков свидетельствует о длительном процессе адаптации вида к неблагоприятным условиям среды (Васильченко, 1941). Этот признак не зависит от современных экологических условий и является постоянным для вида.

У *T. asiaticus* сросшиеся черешки семядолей образуют трубку до 10 мм длины и почечка, разрастаясь, пробивает ее сбоку у основания гипокотиля (рис. 2, *1*). Первый настоящий лист появляется в первый год жизни, пластинка его 1—1.4 см в диам., округлая, трехлопастная с неравными зубцами по краю сегментов. В благоприятных условиях через 20—25 дней развертывается второй лист, также трехлопастной, но несколько больших размеров. В питомнике в течение первого года жизни развивается розетка из 4—5 листьев, размер пластинки и рассеченность увеличиваются у каждого последующего листа (рис. 3). Моноподиальное нарастание побега у ювенильных растений с переходом в генеративное состояние заменяется симподиальным. Семядоли отмирают в конце июля, листья ювенильных растений отмирают немного раньше листьев генеративных особей.

У проростков эпикотиль не развивается, корешок имеет нитевидную форму, но еще до появления настоящего листа образуются придаточные корешки, а с возрастом растений базальная часть главного побега постепенно втягивается в почву, превращаясь в эпигеогенное, многоосное корневище.

В питомнике часть растений зацветает на второй год жизни. В природных условиях отмечено более медленное развитие растений; переход в генеративную фазу происходит на 5—8 году жизни в зависимости от экологической и ценотической приуроченности особи, и это закономерно, так как способность растений длительно пребывать в ювенильном состоянии является главной особенностью динамического развития ценоза.

Отмирание надземных частей растений начинается в первой декаде сентября. Вначале буреет и полегает генеративный побег, затем изменяют окраску прикорневые листья и в конце сентября—начале октября они отмирают. Размножается купальница азиатская только семенами.

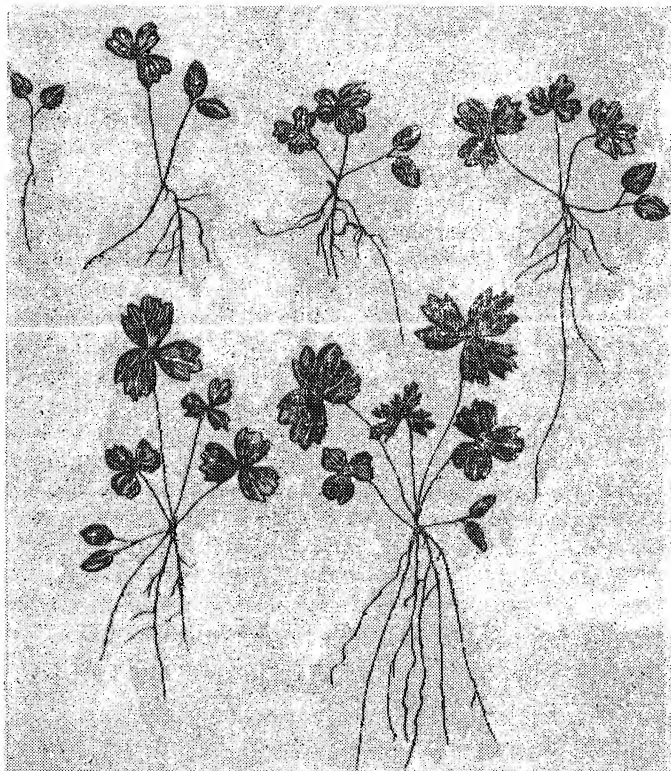


Рис. 3. Развитие виргинильных растений *Trollius asiaticus* от семядолей до пятого настоящего листа.

Таким образом, при изучении эколого-биологических свойств выявлено, что купальница азиатская обладает широкой экологической амплитудой, обусловливающей вариабильность морфологических признаков побегов, листьев, цветков, семян; лишь наличие семядольной трубки у проростков является устойчивым признаком.

Темп этапов онтогенеза находится в прямой зависимости от экологических условий. В связи с этим сокращение популяций вблизи населенных пунктов происходит за счет сбора растений в период цветения и из-за ухудшения условий вследствие уплотнения почвы.

Современные дизъюнкции в ареале свидетельствуют о более широком распространении этого вида в прошлом, а наличие семядольной трубки у проростков — о длительной адаптации к суровым условиям.

Купальница азиатская относится к видам, сокращающим численность популяций, поэтому для ее охраны необходимо запретить сбор растений на букеты и более широко вводить в культуру посевом свежесобранных семян; рекомендуется для использования при создании ландшафтных групп в парках и скверах, при озеленении городов и населенных пунктов.

ЛИТЕРАТУРА

Васильева М. Ю. Морфологические особенности проростков некоторых видов лютиковых горного Алтая. — В кн.: Тез. докл. VI Всес. совещ. по вопр. изуч. и освоения флоры и раст. высокогорий. Ставрополь, 1974, с. 20—21. — *Васильченко И. Т.* О значении морфологии прорастания семян для систематики растений и истории происхождения. — Тр. БИН АН СССР, 1936, сер. 1, вып. 3, с. 7—66. — *Васильченко И. Т.* О филогенетическом значении морфологии прорастания у зонтичных (*Umbelliferae*). — Сов. бот., 1941, № 3, с. 30—41.— *Зиман С. Н.* Обзор жизненных форм в сем. *Ranunculaceae* Juss., *Helleboroideae*, *Isopyroideae*, *Coptidoideae*. — В кн.: Нов. сист. высш. и низш. раст. Киев: Наук. думка, 1977, с. 59—96.— *Зиман С. Н.* О сравнительной морфологии и филогении рода *Trollius* (*Ranunculaceae*). — Бот. журн., 1983, т. 68, № 4, с. 483—491. — *Игошина К. Н.* О видах *Trollius* на Полярном

Урале. — Бот. журн., 1968, т. 53, № 6, с. 779—794. — *Красноборов И. М.* Высокогорная флора Западного Саяна. Новосибирск: Наука, 1976. 377 с. — *Лубягина Н. П.* Морфологические особенности семян некоторых лютиковых из различных местообитаний. — В кн.: Качество семян в связи с условиями их формирования при интродукции. Новосибирск: Наука, 1971, с. 128—132. — *Лучник З. И.* Декоративные растения Горного Алтая. М.: Сельхозгиз, 1951. 221 с. — *Малышев Л. И.* Высокогорная флора Восточного Саяна. М.; Л.: Наука, 1965. 367 с. — *Редкие* и исчезающие растения Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. 223 с. — *Тахтаджян А. Л.* Вопросы эволюционной морфологии растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1954. 214 с. — *Флора* СССР. Т. 7. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937. 790 с. — *Флора* Западной Сибири. Т. 5. Томск: Изд-во Томск. отд. рус. бот. об-ва, 1931, с. 981—1227. — *Штейнберг Е. И.* К вопросу о морфологии и биологии прорастания семян видов рода *Aconitum* L. — В кн.: Сб. науч. работ БИН АН СССР, выполненных в Ленинграде за 1941—1943 гг. Л.: Лениздат, 1946, с. 103—108.

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 17 IV 1984.

УДК 581.5 : 539.22 : 581.9(571.15)

Бот. журн., т. 70, № 12

Л. В. Марина

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ЭКОТОПОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ФЛОР РЕЧНЫХ БАССЕЙНОВ (ВОСТОЧНЫЙ АЛТАЙ)

L. V. MARINA. COMPARATIVE ANALYSIS OF THE ECOTOPOLOGICAL STRUCTURE OF THE FLORAS OF DIFFERENT RIVER BASINS (EASTERN ALTAI)

На основе изучения распределения видов по экотопам в высокогорной части трех модельных речных бассейнов, расположенных на двух соседних хребтах Восточного Алтая, рассматриваются экотопологическая структура флор, т. е. набор экотопов, состав и структура их парциальных флор, отношения сходства между парциальными флорами. Приводятся результаты попарного сравнения парциальных флор однотипных классов экотопов трех речных бассейнов; выявлены классы экотопов с максимальным и минимальным флористическим сходством.

При изучении высокогорной флоры двух соседних хребтов — Куркуре и Тетыколь (Восточный Алтай), которые могут рассматриваться в качестве конкретных флор, относящихся к одному флористическому району (Марина, 1983), в качестве элементарной флористической единицы мы использовали флоры небольших речных бассейнов первого порядка. Сравнение флор 15 изученных речных бассейнов обоих хребтов показало, что все они, даже соседние, различаются в большей или меньшей степени по видовому составу, а также по систематической, географической и высотно-зональной структурам флоры (Марина, 1982, 1983). Как любые естественные флоры регионального уровня флоры речных бассейнов являются гетерогенными системами, состоящими из большого числа парциальных флор (ПФ) различных экотопов (Юрцев, Сёмкин, 1980). Под экотопологической структурой флоры мы понимаем соотношение ПФ различных экотопов по составу и строению. Мы поставили перед собой задачу сравнить экотопологическую структуру флор различных речных бассейнов, чтобы лучше понять экологическую сущность флористических различий между ними (Юрцев, 1982), выяснить, как в высокогорьях Восточного Алтая реализуется тезис А. И. Толмачева (1931) об одинаковом наборе видов на однотипных экотопах в пределах одной конкретной флоры.

Мы изучили распределение видов по экотопам в трех модельных речных бассейнах: двух наиболее удаленных друг от друга на хр. Тетыколь (реки Средний Кулаш и Садагартем) и одном на хр. Куркуре (р. Кулузун). В пределах этих речных бассейнов выделены 49 типов экотопов, различающихся по особенностям рельефа, характеру субстрата и растительности. Растительность, являясь индикатором почвенных и климатических условий, в то же время сама создает биотическую среду данного экотопа, поэтому экотопы в нашем понимании соответ-

ствуют биотопам в трактовке многих других авторов (Шенников, 1950; Работнов, 1978), а названия экотопам мы даем по их характерной растительности. Для более полного выявления состава ПФ в каждом типе экотопов составляли флористические списки в 2—10-кратной повторности, поэтому под ПФ экотопа мы имеем в виду объединение парциальных флор конкретных контуров экотопов, относящихся к одному типу. Наиболее сходные по местоположению и флористическому составу типы экотопов для лучшей обозримости и удобства интерпретации мы объединили в классы экотопов. В результате 49 типов экотопов были объединены в 11 классов, из которых 7 приурочены к субальпийскому поясу, а 4 — к альпийскому и субнивальному. Общее число видов в каждой парциальной флоре, а также число видов, специфичных для каждого класса экотопов, в модельных речных бассейнах приведены в таблице.

Число видов в ПФ классов экотопов и число дифференциальных видов каждого класса экотопов во флорах трех речных бассейнов

Класс экотопа	Бассейн р. Садагартем				Бассейн р. Средний Кулаш				Бассейн р. Кулузун			
	парциальная флора		дифференциальные виды		парциальная флора		дифференциальные виды		парциальная флора		дифференциальные виды	
	число видов	процент от флоры бассейна	число видов	процент от ПФ	число видов	процент от флоры бассейна	число видов	процент от ПФ	число видов	процент от флоры бассейна	число видов	процент от ПФ
I	112	38.6	14	12.5	113	43.1	24	21.2	83	29.6	7	8.4
II	62	21.4	15	24.2	36	13.7	4	11.1	31	11.1	10	32.2
III	94	32.4	8	8.5	99	37.8	15	15.1	97	34.6	8	8.2
IV	73	25.2	3	4.1	68	26.0	—	—	78	27.9	3	3.8
V	83	28.6	20	24.1	80	30.5	8	10.0	149	53.2	44	29.5
VI	67	23.1	3	4.5	39	14.9	—	—	80	28.6	6	7.5
VII	61	21.0	5	8.2	—	—	—	—	—	—	—	—
VIII	85	29.3	2	2.3	85	32.4	3	3.5	98	35.0	11	11.2
IX	61	21.0	—	—	54	20.6	2	3.7	74	26.4	1	1.3
X	54	18.6	—	—	72	27.5	3	4.2	20	7.1	—	—
XI	115	39.7	11	9.6	106	40.5	17	16.0	83	29.6	23	27.7

Примечание. Классы экотопов субальпийского пояса: *I* — прибрежных травянистых кустарников, *II* — высокогорных болот, *III* — травянистых ивняков и высокотравных лугов, *IV* — ерников, *V* — петрофитных ксеротермных кустарниково-травянистых группировок южных склонов, *VI* — петрофитных кустарничково-травянистых группировок северных склонов, *VII* — ксеротермной травянистой растительности щебнисто-дресвяных обнажений. Классы экотопов альпийского пояса: *VIII* — альпийских лугов, *IX* — тундр, *X* — овсяницево-кобрезиевых лугов, *XI* — разреженных группировок стенок каров.

Набор классов экотопов в рассматриваемых речных бассейнах одинаков за исключением редкого класса экотопов ксеротермной растительности щебнисто-дресвяных обнажений (*VII*), обнаруженного в верхней части субальпийского пояса бассейна р. Садагартем. Однако эта ПФ имеет лишь пять видов, не отмеченных в других классах экотопов этого бассейна (см. таблицу).

Попарное сравнение всех классов экотопов между собой в пределах каждого речного бассейна по видовому составу ПФ (с расчетом значений меры сходства Съёренсена—Чекановского) показало в целом невысокое сходство и значительное варьирование в разных парах: в бассейне р. Садагартем — от 8.1 до 67.8 %, в бассейне р. Средний Кулаш — от 13.8 до 61.9, в бассейне р. Кулузун — от 3.9 до 61.8. Это вполне соответствует ожидаемому, так как многие классы экотопов экологически резко отличаются друг от друга. Для облегчения интерпретации полученных данных были построены дендриты и плеяды, показывающие отношения максимального сходства ПФ разных классов экотопов (рис. 1).

Из сравнения трех дендритов видно, что экотопологическая структура флоры каждого речного бассейна достаточно своеобразна, особенно это относится к бассейну р. Кулузун. В то же время в каждом из них есть ядро классов экотопов с повышенным флористическим сходством, в которое входят классы экотопов ерников (*IV*), тундр (*IX*), овсяницево-кобрезиевых лугов (*X*). В бассейне

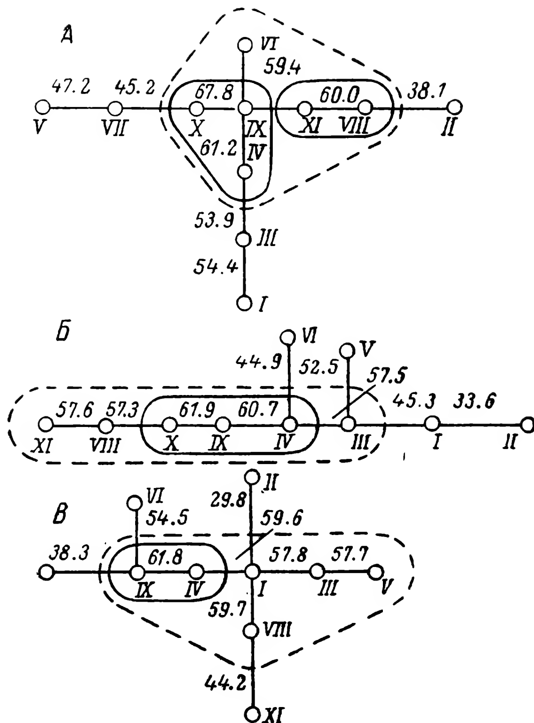


Рис. 1. Дендриты сходства и корреляционные плеяды классов экотопов по видовому составу их парциальных флор.

Бассейны рек: *А* — Садагартем, *Б* — Средний Кулаш, *В* — Кулузун. Здесь и на рис. 2, 3: *I*—*XI* — см. примечание к таблице.

р. Кулузун (хр. Куркуре) класс экотопов овсяницево-кобрезиевых лугов (*X*) хотя и имеет низкое значение меры сходства с классом экотопов тундр (*IX*), однако мера включения первого во второй (отношение числа общих видов к числу видов в первом классе экотопов) очень высока — 90.0 %, что при бедности видового состава ПФ овсяницево-кобрезиевых лугов в бассейне р. Кулузун свидетельствует о ее производности от ПФ тундр.

В обоих речных бассейнах хр. Тетыколь имеют высокое сходство между собой и тесно примыкают к этому ядру ПФ альпийских классов экотопов: разреженных группировок стенок каров (*XI*) и альпийских лугов (*VIII*). Кроме того, в эту группу входят классы экотопов субальпийского пояса: в бассейне р. Садагартем — петрофитных кустарничково-травянистых группировок северных склонов (*VI*), а в бассейне р. Средний Кулаш — травянистых ивняков и высокотравных лугов (*III*). Остальные классы экотопов субальпийского пояса в этих речных бассейнах имеют между собой низкое сходство. В бассейне р. Кулузун между классами экотопов альпийского пояса флористическое сходство меньше, а ПФ субальпийских классов экотопов теснее связаны между собой и с ПФ альпийских классов экотопов.

Во всех речных бассейнах обособлена от других ПФ высокогорных болот (*II*), достаточно своеобразна ПФ класса экотопов петрофитных ксеротермных группировок южных склонов (*V*). Везде класс ерников (*IV*) субальпийского пояса флористически более близок к классу экотопов тундр (*IX*) альпийского пояса, образуя ерниково-тундровый ряд ПФ. В то же время класс экотопов субальпийских травянистых ивняков и высокотравных лугов (*III*) повсюду имеет низкое флористическое сходство с классом альпийских (*VIII*) и овсяницево-кобрезиевых (*X*) лугов, не образуя лугового ряда ПФ. То же можно сказать и о петрофитных классах экотопов субальпийского и альпийского поясов, не составляющих петрофитного ряда.

На примере бассейна р. Садагартем, имеющего самую богатую флору и полный набор классов экотопов, мы сопоставили слагающие ее ПФ по их структурам. Сравнение ПФ по процентному соотношению 12 ведущих семейств, географических и высотно-зональных групп проводили с помощью меры сходства Съёренсена, модифицированной для весовых множеств (Сёмкин, 1973). На основе матриц мер сходства построены дендрограммы, которые для облегчения экологической интерпретации полученных группировок ПФ дополнены столбчатыми диаграммами, показывающими процентное соотношение упомянутых выше групп в ПФ (рис. 2).

По соотношению ведущих семейств (рис. 2, *А*) четкие группировки ПФ не выявлены, так как все они по одной при высоких значениях меры сходства (72—86 %) присоединяются к группе из *I* и *VI* классов экотопов. Наиболее своеобразной является структура ПФ класса экотопов высокогорных болот (*II*), в которой более трети видов из 12 ведущих семейств приходится на сем. *Cyperaceae*, по 14.3 % — на семейства *Poaceae* и *Apiaceae*, доля остальных очень мала.

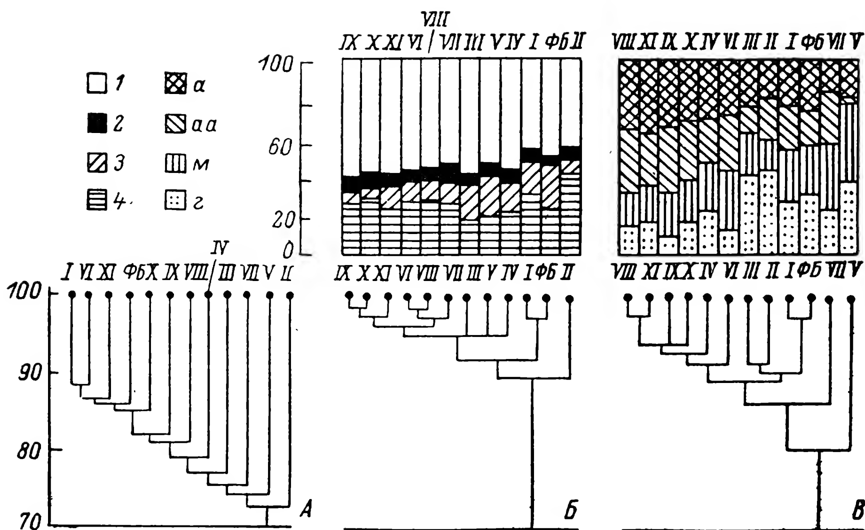


Рис. 2. Дендрограммы сходства парциальных флор бассейна р. Садагартем.

А — по соотношению ведущих семейств; *Б* — (совмещенная с диаграммой) по географической структуре (*1* — азиатская группа, *2* — азиатско-американская, *3* — евразиатская, *4* — голарктическая); *В* — (совмещенная с диаграммой) по высотно-зональной структуре: *а* — альпийская группа, *аа* — аркто-альпийская, *м* — монтанная, *г* — горно-равнинная; *ФБ* — флора всего бассейна р. Садагартем. Остальные обозначения см. в таблице. *По оси ординат*: *вверху* — доля каждой группы от соответствующей флоры, %; *внизу* — мера сходства флор, %.

Оригинальна структура ПФ класса экотопов петрофитных ксеротермных кустарниково-травянистых группировок южных склонов (*V*), в которой сем. *Cyperaceae*, занимающее ведущее положение во флоре всего бассейна р. Садагартем и в других ПФ, стоит лишь на десятом месте; кроме того, повышена роль семейств *Asteraceae* и *Caryophyllaceae*, а *Salicaceae* и *Brassicaceae* совсем отсутствуют. Наиболее сходной с флорой всего бассейна по соотношению ведущих семейств является ПФ класса экотопов разреженных группировок стенок каров (*XI*), однако значение меры сходства не очень высокое — 86.2 %.

По соотношению географических групп видов ПФ более сходны (рис. 2, *Б*). Выделяется группа из близких по структуре ПФ всех альпийских классов экотопов (*VIII—XI*) вместе с субальпийским классом петрофитных кустарничково-травянистых группировок северных склонов (*VI*) и классом ксеротермной травянистой растительности обнажений (*VII*). В этих ПФ наряду с высоким содержанием видов азиатской группы значительно снижена роль евразиатской группы. Более всего отличаются от остальных ПФ классов экотопов прибрежных травянистых кустарников (*I*) и высокогорных болот (*II*), для которых характерны максимальная доля голарктических видов и минимальная — азиатских. В то же время именно эти ПФ по географической структуре более всего сходны с флорой всего речного бассейна (96.4 и 91.3 %), в которой при объединении относительная доля азиатской группы падает за счет большего постоянства ее видового состава в разных ПФ.

Высотно-зональная структура ПФ различается в большей степени, однако и здесь выделяется группа с повышенным сходством (рис. 2, *В*). В нее входят все ПФ альпийских классов экотопов (*VIII—XI*) вместе с субальпийскими классами: петрофитных кустарничково-травянистых группировок северных склонов (*VI*) и ерников (*IV*). В них повышена роль криофитной фракции (альпийские и аркто-альпийские виды) — 56.2—68.8 % (во флоре всего бассейна — 42.8 %), а некриофитной (горно-равнинные виды) — минимальна — 8.2—21.9 % (во флоре всего бассейна — 31.0 %). Отношение доли криофитов к некриофитам имеет высокое значение: от 2.6 до 8.4 (во флоре всего бассейна — 1.3), что свидетельствует о специфичности этих ПФ для высокогорий (Юрцев, 1981). Другая группа включает субальпийские классы экотопов: прибрежных травянистых кустарников (*I*), высокогорных болот (*II*), травянистых ивняков и высокотравных лугов (*III*), в ПФ которых доля криофитов и некриофитов примерно

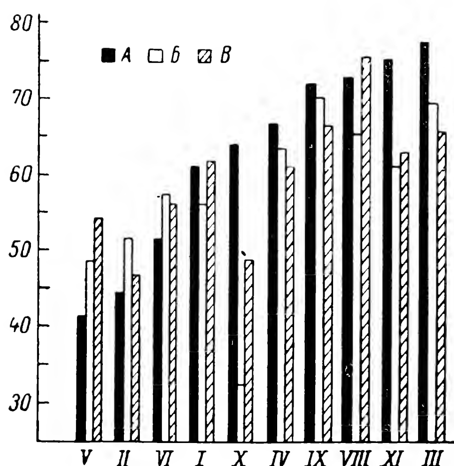


Рис. 3. Сравнение парциальных флор однотипных классов экотопов речных бассейнов.

А — Садагартем—Средний Кулаш, *Б* — Средний Кулаш—Кулузун, *В* — Садагартем—Кулузун. *По оси ординат* — мера сходства парциальных флор, %.

одинакова (отношение первых ко вторым — 0.9—1.5).

Наиболее своеобразной по высотно-зональной структуре является ПФ самого теплого и сухого в пределах высокогорной части хребтов класса экотопов петрофитных ксеротермных кустарниково-травянистых группировок южных склонов (*V*), в которой самый высокий процент монтанной группы — (42.1 %) — и минимальный — криофитной фракции (18.1 %). Соотношение криофитов и некриофитов наименьшее — 0.5, следовательно, она является самой неспецифичной для высокогорий парциальной флорой. Наиболее сходна с флорой всего речного бассейна по высотно-зональной структуре ПФ класса экотопов прибрежных травянистых кустарников (*I*), в которой отношение доли криофитов к некриофитам почти такое же (1.5), как во флоре всего бассейна (1.3), что объясняется, очевидно, облегченным проникновением криофитов в субальпийский пояс вдоль рек.

Для выяснения сходства набора видов на однотипных экотопах в пределах изученных нами трех речных бассейнов мы провели попарное сравнение однотипных классов экотопов по видовому составу ПФ, используя меру сходства Съёренсена—Чекановского. Сходство оказалось невысоким (32.5—77.7 %) по сравнению со сходством флор речных бассейнов в целом (79.8—84.8 %). Это объясняется, по-видимому, тем, что в ПФ небольших и относительно гомогенных контуров бывает представлена только часть характерных для экотопов видов, по мере расширения спектра экотопов и объединения их ПФ во флоре речного бассейна видовой состав стабилизируется, сходство между внутренне гетерогенными флорами повышается.

На основании матрицы мер сходства однотипных ПФ была построена диаграмма, в которой классы экотопов расположены в порядке возрастания сходства их ПФ в бассейнах рек Садагартем и Средний Кулаш (рис. 3). В большинстве случаев более сходными оказываются однотипные ПФ речных бассейнов одного хребта. Но все же часть классов экотопов субальпийского пояса — высокогорных болот (*II*), петрофитных группировок южных и северных склонов (*V* и *VI*) — имеет более высокое флористическое сходство между речными бассейнами разных хребтов. Очень низкое флористическое сходство класса экотопов овсяницево-кобрезиевых лугов (*X*) между речными бассейнами разных хребтов объясняется слабой выраженностью данного экотопа в бассейне р. Кулузун и бедностью его парциальной флоры.

Во всех сравниваемых парах однотипных экотопов наибольшее сходство наблюдается в ПФ следующих классов экотопов: травянистых ивняков и высокотравных лугов (*III*), альпийских лугов (*VIII*), тундр (*IX*), ерников (*IV*) (рис. 3), имеющих хорошо сформированные растительные сообщества. Эдификаторы этих сообществ, обладая высокой конкурентной способностью, ограничивают проникновение случайных видов, вследствие чего видовой состав их ПФ в пределах одного флористического района довольно стабилен. Высокое сходство, особенно в пределах одного хребта, и у самого гетерогенного класса экотопов разреженных группировок стенок каров (*XI*), в котором видовой состав стабилизируется за счет объединения разных экотопов. Сказывается также территориальная целостность этого экотопа в пределах хребта и всех высокогорий.

Низкое сходство отмечено между ПФ экологически своеобразного класса экотопов высокогорных болот (*II*), который в исследуемом районе состоит из

сильно разобщенных и небольших по площади контуров. Минимальное сходство выявилось в обоих петрофитных классах экотопов субальпийского пояса (*V* и *VI*), характеризующихся несомкнутой растительностью, в которых из-за снижения конкуренции со стороны активных, приспособленных к холодным условиям высокогорий видов растений видовой состав менее стабилен. В классе петрофитных ксеротермных группировок южных склонов (*V*) флористические различия касаются в основном придаточных лесостепных видов, заходящих из лесного пояса и приуроченных в высокогорьях к самым теплым и сухим экотопам на крутых южных склонах, которые разобщены большими массивами ерников и тундр.

При определении сходства ПФ однотипных классов экотопов все виды рассматриваются как равноценные. Однако, как считает Б. А. Юрцев (1983; Юрцев и др., 1978), дифференциальные виды, т. е. виды, присутствующие только в одной из сравниваемых флор, имеют различную индикаторную ценность в зависимости от специфичности и константности их в рассматриваемых флорах. Чтобы реально представить уровень сходства ПФ, мы отдельно проанализировали дифференциальные виды всех классов экотопов бассейнов рек Садагартем и Средний Кулаш. Их можно подразделить на специфичные (не встречающиеся в данном речном бассейне в других классах экотопов) и неспецифичные виды, а каждую из полученных групп — на константные в данном классе экотопов и редкие виды. Наибольший вес как дифференциальные элементы имеют специфичные и одновременно константные виды, наименьший — неспецифичные, редкие (Юрцев, 1983). В ПФ наименее сходного класса экотопов петрофитных ксеротермных группировок южных склонов (*V*) бассейна р. Садагартем насчитывается 46 дифференциальных видов, из них 16 (34.8 %) специфичных, в том числе 7 константных, а в бассейне р. Средний Кулаш — 42, среди них специфичных 5 (11.9 %), все редкие. В другом классе экотопов с низким флористическим сходством — высокогорных болот (*II*) — число дифференциальных видов равно: в бассейне р. Садагартем — 39, из них 10 (25.6 %) специфичных, в бассейне р. Средний Кулаш — 14, но специфичный только один вид. Много специфичных дифференциальных видов в классах экотопов прибрежных травянистых кустарников (*I*) — 31.8 и 11.6 % — и разреженных группировок стенок каров (*XI*) — 33.3 и 6.2. Напротив, в классах экотопов ерников (*IV*), петрофитных группировок северных склонов (*VI*), тундр (*IX*), овсяницево-кобрезиевых лугов (*X*) среди дифференциальных видов специфичных очень мало (1—2) или их совсем нет, т. е. почти все дифференциальные виды неспецифичные. Поскольку последние имеют небольшой вес как дифференциальный элемент, реальное сходство этих ПФ выше, чем это следует из меры сходства Съёренсена—Чекановского, согласно которой все виды рассматриваются как равноценные.

По структуре ПФ однотипные классы экотопов имеют большее сходство, чем по видовому составу, особенно по соотношению географических групп (84.1—99.2 %), меньшее — по соотношению высотно-зональных групп (78.2—96.8 %) и ведущих семейств (57.2—91.1 %).

Таким образом, раздельная инвентаризация ПФ экотопов выявила значительные флористические различия между однотипными классами экотопов даже в пределах одного хребта (одной конкретной флоры), причем в некоторых ПФ различия касаются состава не только редких, но и специфичных и одновременно константных для данного класса экотопов видов, поэтому тезис о том, что в пределах одной конкретной флоры флористические различия однотипных экотопов носят случайный характер (Толмачев, 1941; Юрцев, 1975), для горных ландшафтов, вероятно, не всегда справедлив.

Как показало сравнение разных классов экотопов в пределах речных бассейнов, экотопологическая структура флоры каждого из них достаточно своеобразна, что говорит о некоторой, хотя и нерезкой, автономности их формирования даже в пределах одного хребта. В целом же классы экотопов альпийского пояса по сравнению с субальпийским имеют между собой более высокое флористическое сходство: некоторые классы субальпийского пояса — ерников и петрофитных кустарничково-травянистых группировок северных склонов — флористически более сходны с классами альпийского пояса. Во всех речных бас-

сейнах наиболее своеобразны по видимому составу ПФ разобщенных между собой классов экотопов петрофитных ксеротермных кустарниково-травянистых группировок южных склонов, а также высокогорных болот.

Установлено, что таксономическая, высотно-зональная и особенно географическая структуры флоры речного бассейна выявляются с высоким приближением в ПФ некоторых наиболее гетерогенных классов экотопов.

В заключение благодарю Б. А. Юрцева за всестороннюю помощь в работе.

ЛИТЕРАТУРА

Марина Л. В. Опыт сравнительного анализа высокогорных флор речных бассейнов хребта Куркуре (Восточный Алтай). — Бот. журн., 1982, т. 67, № 3, с. 285—292. — *Марина Л. В.* Сравнительный анализ двух высокогорных флор Восточного Алтая по их внутриландшафтным подразделениям: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1983. 23 с. — *Работнов Т. А.* Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1978. 384 с. — *Сёмкин Б. И.* Дескриптивные множества и их приложения. — В кн.: Исследование систем. I. Анализ сложных систем. Владивосток, 1973, с. 83—94. — *Толмачев А. И.* К методике сравнительно-флористических исследований. Понятие о флоре в сравнительной флористике. — Журн. Русск. бот. общ., 1931, т. 16, № 1, с. 111—124. — *Толмачев А. И.* О количественной характеристике флор и флористических областей. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. 37 с. — *Шенников А. П.* Экология растений. М.: Сов. наука, 1950. 376 с. — *Юрцев Б. А.* Некоторые тенденции развития метода конкретных флор. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 1, с. 69—83. — *Юрцев Б. А.* Распределение криофитов во флорах Чукотской тундры. — В кн.: Биологические проблемы Севера. Тез. докл. IX симп., ч. 1. Сыктывкар, 1981, с. 50. — *Юрцев Б. А.* Флора как природная система. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1982, т. 87, № 4, с. 3—22. — *Юрцев Б. А.* О количественной оценке «веса» видов при флористическом районировании. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 9, с. 1145—1152. — *Юрцев Б. А., Сёмкин Б. И.* Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 12, с. 1706—1718. — *Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В.* Флористическое ограничение и разделение Арктики. — В кн.: Арктическая флористическая область. Л.: Наука, 1978, с. 9—104.

Висимский государственный заповедник,
пос. Висим Свердловской обл.

Получено 10 IV 1984.

УДК 581.55(474.5)

Бот. журн., т. 70, № 12

В. П. Мотекайтите

О РУДЕРАЛЬНЫХ АССОЦИАЦИЯХ СОЮЗОВ ARCTION LAPPAE И AEGOPODION PODAGRARIAE СЕВЕРНОЙ ЛИТВЫ

V. P. MOTIEKAITYTE. ON RUDERAL ASSOCIATIONS OF ALLIANCES ARCTION LAPPAE AND AEGOPODION PODAGRARIAE FROM NORTHERN LITHUANIA

На основе геоботанических описаний, собранных в двух городах Северной Литвы — Шауляй и Радвилишкис, выделена ассоциация Tanaceto-Artemisietum vulgaris союза Arction lappae и две ассоциации (Agropyro repentis-Aegopodietum podagrariae, Anthriscetum sylvestris) союза Aegopodion podagrariae. Данные ассоциации являются аналогами ассоциаций, распространенных за западной границей СССР, что установлено путем сравнения по всему флористическому составу выделенных автором ассоциаций с теми, которые приводят западно-европейские геоботаники.

Сообщества рудеральных видов — это вторичные, более или менее нитрофильные фитоценозы гемерофитов, т. е. растения, на которые положительно влияет хозяйственная деятельность человека. Они в значительной мере отражают стихийное развитие растительного покрова в искусственных экотопах городской среды, а управляют этим развитием как антропогенные, так и природные факторы. Современная рудеральная растительность концентрируется в поселениях городского типа. Этому содействует неминуемое развитие в современных городах пустующих площадей, на которых постоянно происходят

загрязнение, повреждение, перемещение или полное удаление плодородного слоя почвенного покрова. Хотя фитоценозам и местообитаниям рудеральной растительности свойственны недолговечность и непривлекательные черты (Гусев, 1968), ее нельзя не учитывать при оптимизации урбанизированной среды больших городов, так как рудеральные сообщества имеют несомненное практическое значение с точки зрения экологии, урбанизации и коммунальной гигиены культурного ландшафта.

Рудеральная растительность СССР является объектом, данные о котором в геоботанической литературе практически отсутствуют (Gutte, 1973). В первую очередь это связано с большим разнообразием и широким распространением слабо изученных растительных сообществ естественных ландшафтов, которые на обширной территории СССР преобладают по сравнению с сообществами антропогенных экотопов. В то же самое время в ряде зарубежных стран Европы растительный покров в основном является частью антропогенного (культурного) ландшафта, господствующего по крайней мере в отдельных частях этих государств, как, например, в Западной Словакии (Eliáš, 1981). Это отчасти объясняет повышенный интерес к изучению рудеральной растительности у западно-европейских геоботаников, которые создали и постоянно совершенствуют классификации этого типа растительности (Oberdorfer, 1957; Kornaś, 1977; Hejný e. a., 1979, и др.).

Рудеральная растительность входит в состав синантропной растительности. J. B. Faliński (1969) называет синантропными те сообщества, которые представляют собой новые характерные комбинации чужеземных и местных видов на местах, лишенных растительности в результате деятельности человека. Вышеуказанный тип синантропных сообществ, по Faliński, хорошо соответствует типу травянистой антропогенной растительности, который выделяет В. В. Туганаев (1984). В этот тип Туганаев включил рудеральную, залежную растительность, агрофитоценозы, растительность терриконов, золоотвалов и других созданных человеком местообитаний. У геоботаников Польши (Kornaś, 1977) тоже отмечается тенденция объединять всю синантропную растительность в самостоятельную целостную группу — все синантропные фитоценозы в этой системе помещены в рамках одного класса — Rudero-Secalietea Br.-Bl. 1936. Кроме двух больших порядков, объединяющих традиционно выделяемые группы синантропной растительности — сообществ сегетальных видов —Secali-Violetalia arvensis Siss. (1943 ap. Br.-Bl. et R. Tx.) 1946 и рудеральных типов фитоценозов — Onopordetalia acanthii Br.-Bl. et R. Tx. 1943, в состав этого класса входят нитрофильные сообщества, произрастающие на побережьях рек и озер, опушках лесов и лесных вырубках, т. е. на местах, аналогичных некоторым ныне существующим антропогенным экотопам. Для класса Rudero-Secalietea польские геоботаники установили следующие характерные виды: *Atriplex patula*, *Bromus arvensis*, *Capsella bursa-pastoris*, *Chenopodium album*, *Cirsium arvense*, *Convolvulus arvensis*, *Elytrigia repens*, *Equisetum arvense*, *Erigeron canadensis*, *Galeopsis bifida*, *G. speciosa*, *G. tetrahit*, *Matricaria perforata*, *Melandrium album*, *Plantago major*, *Poa annua*, *Polygonum aviculare*, *P. persicaria*, *Senecio viscosus*, *S. vulgaris*, *Stellaria media*, *Torilis japonica*; все они встречаются и в большинстве случаев широко распространены в рудеральных фитоценозах Северной Литвы.

Как указано выше, в системе, предложенной польскими геоботаниками, рудеральные сообщества объединены в порядок Onopordetalia acanthii. Характерными видами этой единицы являются *Artemisia vulgaris*, *Bromus sterilis*, *Carduus crispus*, *Datura stramonium*, *Erigeron canadensis*, *Geranium pusillum*, *Lactuca serriola*, *Linaria vulgaris*, *Rumex obtusifolius*, *Sonchus oleraceus*, *Tanacetum vulgare*, *Chrysanthemum parthenium*, *Euphorbia virgata*, *Galeopsis pubescens*, *Geranium pyrenaicum*, *Malva alcea*, *Verbena officinalis*. Только последние 6 видов отсутствуют в составе рудеральных сообществ Северной Литвы. Это или одичавшие виды с нестабильным пребыванием в рудеральных сообществах (*Ch. parthenium*, *M. alcea*, *V. officinalis*) или редкие для республики виды (*E. virgata*, *Galeopsis pubescens*, *Geranium pyrenaicum*).

Среди союзов этого порядка повсеместно распространенным в Польше является союз Arction lappae Tx. 1937 em. Gutte 1972. Он объединяет мезофиль-

ные рудеральные сообщества, во флористический состав которых входят в основном многолетние травянистые растения. В рудеральных фитоценозах данного союза из Северной Литвы мы отметили следующие характерные виды аналогичных фитоценозов из Польши: *Arctium lappa*, *A. minus*, *A. tomentosum*, *Armoracia rusticana*, *Chelidonium majus*, *Conium maculatum*, *Lamium album*. В наших описаниях не встречены редкие в Литве *Chenopodium bonus-henricus* и *Malva sylvestris*.

Союз Aegopodion podagrariae Tx. 1967 em. Hilbig, Heinrich et Niemann 1972 выделен относительно недавно, и информации об ассоциациях этого союза в польской литературе нам не удалось найти, потому мы пользовались данными чехословацких геоботаников (Hejný e. a., 1979). Выделенную этими авторами индикационную группу видов союза Aegopodion podagrariae мы приводим ниже в тексте.

Материалом для синтаксономической характеристики северолитовских единиц этих союзов послужили геоботанические описания, выполненные автором в 1983 г. на территориях городов Шяуляй и Радвилишкис.

Как было указано выше, в соседних с Литвой зарубежных странах Европы уже имеются многочисленные работы по рудеральной растительности, выполненные по принципам классификационной системы Браун-Бланке. Эта информация интересна потому, что позволяет провести сравнение по всему флористическому составу выделенных нами ассоциаций с теми, которые описаны западноевропейскими геоботаниками, и получить ответ на следующие вопросы: имеются ли для выделенных нами ассоциаций аналоги за западной границей СССР, наличие каких диагностических видов и фитоценотических групп обосновывает выделение географических рас аналогичных ассоциаций, а также какие постоянно доминирующие виды показывают принадлежность данной единицы к определенной динамической форме развития? Для облегчения таких сравнений при выполнении классификации имеющихся в нашем распоряжении геоботанических описаний мы следовали методике, используемой в школе Браун-Бланке (Александрова, 1969; Westhoff, van der Maarel, 1973; Natkevičaitė-Ivanauskienė, 1983). Как отмечает В. И. Василевич (1983), работая по методике Браун-Бланке, геоботаники этой школы используют ряд сложившихся практических приемов выделения растительных ассоциаций. В частности, выполняя данную работу, мы пользовались индикационными группами видов по J. Holub с соавторами (1967) или, как их называет P. Gutte (1972), диагностически важными группами видов, а также критериями дедуктивной классификации растительности, по Kopecký, Hejný (1974).

Для более точного учета сходства сообществ, составляющих одну единицу, мы использовали в качестве меры различия евклидово расстояние, посредством которого все включенные в обработку описания сравнивались друг с другом. По полученным данным был построен граф различий и на его основе сделаны некоторые поправки объема первичных групп.

В составленной нами синтаксономической таблице (см. таблицу) виды распределены по фитоценотическим группам характерных видов высших синтаксономических единиц травянистой растительности Польши (Medwecka-Kornaś e. a., 1977).

Всего в обработку было включено 76 геоботанических описаний. 19 описаний образовали группы, состоящие из одного или двух членов. На заключительном этапе мы использовали только 57 описаний, которые разделены на 3 растительные ассоциации на основании наличия определенных доминирующих видов и фитоценотических групп. Характеристика этих ассоциаций и подчиненных им единиц приведена в таблице.

1. Союз Arction lappae Tx. 1937 em. Gutte 1972. Сообщества этого союза являются наиболее типичными и частыми в Северной Литве по сравнению с единицами из других союзов рудеральной растительности. Хотя для фитоценозов Arction lappae характерно небольшое среднее число видов, они одновременно имеют относительно большую группу постоянных видов. Это рудеральные сообщества двух- и многолетних растений, в основном гемикриптофитов. В данном районе Arction lappae и Aegopodion podagrariae являются наиболее близкими синтаксономическими единицами; мы описали переходные

Синтаксоны союзов Arctium lappae и Aegopodion podagrariae Северной Литвы

Диагностические виды синтаксонов	Ассоциации						
	1	2	3	4	5	6	7
Класс Rudero-Secalietea							
Cirsium arvense	II	V 44 (2—80)	III 10 (0—60)	IV 5 (0—10)	I	III 2 (0—5)	—
Stellaria media	I	—	I	—	I	II	I
Convolvulus arvensis	I	—	II	—	—	I	—
Capsella bursa-pastoris	—	I	II	—	I	—	—
Equisetum arvense	—	—	I	I	—	II	—
Chenopodium album	I	II	IV	I	—	—	—
Atriplex patula	II	II	III	—	—	—	—
Galeopsis bifida	II	III	III	—	—	—	—
Melandrium album	I	II	I	—	—	—	—
Союз Bidention tripartitae							
Polygonum lapathifolium	I	II	II	—	—	—	—
Rorippa palustris	—	—	—	—	—	II	—
Порядок Secali-Violetalia arvensis							
Matricaria perforata	—	V	V	III	—	II	—
Fallopia convolvulus	I	II	III	II	—	—	—
Sinapis arvensis	I	II	I	II	—	—	—
Erysimum cheiranthoides	—	II	I	I	—	—	—
Sonchus arvensis	—	—	II	I	—	—	—
Порядок Onopordetalia acanthii							
Artemisia vulgaris	IV 4 (0—15)	V 26 (1—50)	V 37 (2—80)	V 15 (5—40)	III 5 (0—10)	IV 6 (0—20)	—

Продолжение таблицы

Диагностические виды синтаксонов	Ассоциаций						
	1	2	3	4	5	6	7
Carduus crispus	II	—	I	—	—	I	—
Rumex obtusifolius	—	—	I	—	I	II	III
Lactuca serriola	I	—	—	I	—	—	—
Sonchus oleraceus	—	I	I	I	—	—	—
Linaria vulgaris	—	II	I	—	—	—	—
Tanacetum vulgare	—	II	I	—	—	—	—
Союз Sisymbrion							
Descurainia sophia	I	—	II	I	—	—	—
Sisymbrium loeselii	I	I	—	—	—	—	—
S. officinale	—	—	I	—	—	—	—
Urtica urens	—	—	I	—	—	—	—
Союз Arction lappae							
Arctium tomentosum	III 10 (0—60)	I	III 5 (0—20)	—	III 4 (0—10)	III 6 (0—20)	II
Lamium album	II	I	I	I	II	III 3 (0—15)	III 20 (10—30)
Arctium lappa	—	—	I	I	—	—	—
Conium maculatum	II	—	I	—	—	—	—
Chelidonium majus	I	—	—	—	—	—	—

Продолжение таблицы

Диагностические виды синтаксонов	Ассоциации						
	1	2	3	4	5	6	7
Порядок Potentillo-Polygonetalia							
Plantago major	—	—	II	—	—	—	—
Potentilla anserina	—	III	III	II	—	—	—
Союз Agropyro-Rumicion crispi							
Elytrigia repens	IV 6 (0—20)	V 11 (0—30)	V 12 (2—40)	V 59 (40—85)	IV 8 (2—20)	V 19 (2—60)	I
Agrostis stolonifera	I	III	II	—	—	—	—
Rumex crispus	—	II	I	I	—	—	—
Союз Polygonion avicularis							
Polygonum aviculare	I	I	I	—	—	—	—
Chamomilla suaveolens	—	—	II	—	—	—	—
Союз Puccinellion maritimae							
Puccinellia distans	—	—	I	II	—	—	—
Класс Molinio-Arrhenatheretea							
Poa trivialis	III	III	III	II	III	II	III
Vicia cracca	II	II	II	II	I	II	—
Phleum pratense	I	II	III	I	—	I	—
Poa pratensis	—	I	II	I	I	III	I
Festuca pratensis	—	—	I	—	I	II	I
Порядок Molinetalia coerulea							
Deschampsia cespitosa	I	II	I	I	—	—	—

Продолжение таблицы

Диагностические виды синтаксонов	Ассоциации						
	1	2	3	4	5	6	7
Порядок Arrhenatheretalia							
Taraxacum officinale	III	II	IV	II	III	IV	II
Dactylis glomerata	II	I	II	I	III 1 (0—2)	III 1 (0—2)	III 12 (0—30)
Achillea millefolium	—	IV	II	II	—	I	I
Класс Festuco-Brometea							
Poa compressa	—	I	I	—	—	—	—
Centaurea scabiosa	—	I	—	—	—	—	—
Artemisia campestris	—	—	I	—	—	—	—
Прочие виды							
Urtica dioica	V 63 (10—95)	I	IV 5 (0—20)	—	IV 18 (2—25)	V 34 (20—70)	III 30 (10—50)
Ranunculus repens	I	—	II	—	I	IV	I
Glechoma hederacea	II	—	I	—	—	III 12 (0—70)	III 40 (30—50)
Galium aparine	II	—	I	—	—	II	—
Tussilago farfara	I	IV 12 (0—40)	I	I	—	—	—
Leonurus quinquelobatus	II	—	—	—	—	—	—

Диагностические виды синтаксонов	Ассоциации						
	1	2	3	4	5	6	7
Aegopodium podagraria	—	—	I	—	IV 73 (50—90)	I	—
Anthriscus sylvestris	III 3 (0—20)	—	—	—	—	V 44 (30—80)	III 33 (20—40)
Bunias orientalis	—	—	—	—	—	II	—
Myosoton aquaticum	—	—	—	—	—	II	III 30 (20—50)
Ballota nigra	I	—	—	—	—	—	—
Galium mollugo	I	—	—	—	—	II	I
Atriplex hastata	I	—	I	III 13 (0—45)	—	—	—
Heracleum sibiricum	II	II	—	—	—	—	—
Erucastrum gallicum	—	II	—	—	—	—	—
Melilotus albus	—	II	I	I	—	—	—

Примечание. 1—4 — асс. Tanaceto-Artemisietum vulgaris: а — субасс. T.-A. vulgaris urticetosum; б — субасс. T.-A. vulgaris cirsietosum; в — субасс. T.-A. vulgaris chenopodietosum; г — субасс. T.-A. vulgaris elytrigietosum; 5 — асс. Agropyro-repentis—Aegopodium podagrariae. 6—7 асс. Anthriscetum sylvestris: 6 — асс. A. s.-var. typicum, 7 — асс. A. s.-var. Myosoton aquaticum. Арабскими цифрами в столбцах отмечено среднее проективное покрытие, римскими цифрами — классы постоянства. В скобках — амплитуда проективного покрытия вида. Рамками обведены диагностические виды вышеуказанных синтаксонов.

между этими союзами сообщества, среднее положение которых особенно ярко проявляется, когда учитываются данные о покрытии всех видов.

А. Асс. Tanaceto-Artemisietum vulgaris Br.-Bl. 1949. Это единственная, но очень частая в Северной Литве ассоциация союза Arction lappae. В данном районе было сделано 38 описаний этой ассоциации, которую представляют четыре субассоциации: а — Tanaceto-Artemisietum vulgaris urticetosum (14 оп.), б — T.-A. v. cirsietosum (8 оп.), в — T.-A. v. chenopodietosum (11 оп.), г — T.-A. v. elytrigietosum (5 оп.).

Это локальные субассоциации, которые западно-европейские геоботаники не отмечали. Как указывает Gutte (1972), эта ассоциация широко распространена в европейских странах с умеренным климатом — от Ирландии до Польши и от Центральной Финляндии до Северной Италии. Сообщества этой ассоциации из Северной Литвы наиболее близки к тем, которые распространены в районах Польской и Северо-Германской низменностей (Kępczyński, 1975; Czaplewska, 1980; Brandes, 1980). В наших описаниях встречено большинство видов индикационной группы, которую для ассоциации Tanaceto-Artemisietum vulgaris составили чешские геоботаники (Hejný e. a., 1979). В сообществах этой ассоциации из Северной Литвы отсутствуют только виды, которые в данном районе не встречаются.

Северолитовская ассоциация Tanaceto-Artemisietum vulgaris с сообществами аналогичной ассоциации из Польши имеет близкое сходство. Оно достигается наличием группы общих постоянных видов и сохранением соотношения фитоценотических групп видов. Но характерный вид ассоциации — *Tanacetum vulgare* — в северолитовской ассоциации не является постоянным доминирующим видом. Этот евразиатский индифферентный вид в северных районах Литвы из-за тяжелых почв встречается нечасто. D. Brandes (1980) для г. Брауншвейга (ФРГ), расположенного в субконтинентальной лёссовой области Северо-Германской низменности, приводит субконтинентальную субассоциацию с *Arctium tomentosum* ассоциации Arctio-Artemisietum vulgaris (Tx. 1942) Oberd. apud Oberd. et al. 1967, которая является синонимом Tanaceto-Artemisietum vulgaris Br.-Bl. 1949 (Hejný e. a., 1979). В этой субассоциации, очень близкой к выделенной нами Tanaceto-Artemisietum vulgaris urticetosum, как и в северолитовских сообществах Tanaceto-Artemisietum vulgaris, постоянство *T. vulgare* минимально.

K. Rostański и P. Gutte (1971) удачно охарактеризовали особенности флористического состава Tanaceto-Artemisietum vulgaris, разделив его на 3 группы видов. Это многочисленные многолетние рудералы, луговые виды и многие виды однолетников, реликтов из произраставших здесь раньше фитоценозов. Присутствие последней группы закономерно потому, что Tanaceto-Artemisietum vulgaris представляет конечную стадию сукцессии рудеральной растительности. Различия северолитовской и польской ассоциаций на уровне фитоценотических групп обусловливают эти вышеуказанные реликты. В ассоциации из Польши встречаются немногочисленные виды с невысокой степенью постоянства союзов термоксерофильных растений, которые в Северной Литве мало распространены — Onopordion acanthii и Dauco-Melilotion.

а. Субасс. Tanaceto-Artemisietum vulgaris urticetosum. Характерной чертой этой субассоциации является высокое обилие *Urtica dioica*, доминирующего вида, который в некоторых сообществах замещается *Arctium tomentosum*. Флористический состав субассоциации отличается от других только довольно частым присутствием *Anthriscus sylvestris*. Данная субассоциация является одним из крайних вариантов асс. T.-A. vulgaris, который наиболее близок к ассоциации Lappo-Ballotetum nigrae (Felföldy 1942) Morariu 1943. Об этом сходстве свидетельствует присутствие некоторых диагностически важных видов этой ассоциации — *Ballota nigra*, *Lamium album*, а также плюризонального евросибирского вида *Leonurus quinquelobatus*, который в литовских рудеральных сообществах является викариантом темпeратно-субмеридионального евразиатского вида *L. cardiaca*. Однако постоянство этих видов в субассоциации незначительно по сравнению с тем, с каким эти виды встречаются в асс. Lappo-Ballotetum nigrae. Субассоциация занимает крайне рудеральные местообитания — крупные городские свалки, в которых скапливаются не только бытовые, но и промышлен-

ные отходы. Хотя на городские свалки попадают в основном твердые отбросы, под действием осадков из-за специальной трамбовки на поверхности этих свалок постоянно образуются скопления загрязненной жидкости, которая также стекает со склонов свалок. Кроме того, в г. Шяуляй эта субассоциация распространена на берегах загрязненных ручьев. В этих местах, раньше занимаемых свалками и постоянно во время паводков загрязняемых сточными водами, образовались терминальные рудеральные фитоценозы, состоящие из трех рудеральных видов: *Arctium tomentosum*, *Elytrigia repens и Urtica dioica*. Реже встречается сочетание *Conium maculatum* и *Lamium album*.

б. Субасс. Tanaceto-Artemisietum vulgaris cirsietosum. Наиболее характерная черта этой субассоциации — присутствие в ее составе трех постоянно доминирующих видов — *Artemisia vulgaris*, *Cirsium arvense* и *Urtica dioica*. В этой единице по сравнению со всеми остальными *Cirsium arvense* отличается наиболее высоким обилием. Преобладавшие в предыдущей субассоциации *Arctium tomentosum* и *Urtica dioica* отходят на второй план, снижая свое постоянство до минимума. В этой субассоциации отмечены все характерные виды ассоциации — *Artemisia vulgaris*, *Tanacetum vulgare* и *Linaria vulgaris*, а для Северной Литвы дифференциальными видами субассоциации могут считаться *Tussilago farfara*, *Achillea millefolium*, *Melilotus albus* и *Erucastrum gallicum*. Данная субассоциация представляет собой менее нитрофильные фитоценозы, чем описанная выше. Она занимает старые, покрытые слоем минерального грунта свалки. Часто эта субассоциация встречается по обочинам дорог и ж. д. путей, под опорами линий электропередач, на кучах сухого торфа или на покрытых торфом пустырях в районе ж.-д. станции (г. Радвилишкис). Эта субассоциация является одной из оптимальных динамических форм развития ассоциации Tanaceto-Artemisietum vulgaris, как и субассоциации, которую мы приводим ниже.

в. Субасс. Tanaceto-Artemisietum vulgaris chenopodietosum. В данной субассоциации, как и в предыдущей, сохраняют свое постоянное доминирование *Artemisia vulgaris*, *Cirsium arvense*, *Elytrigia repens*, но наиболее обильным становится первый вид, кроме того, снова постоянно встречаются *Arctium tomentosum* и *Urtica dioica*, показывающие повышенную нитрофильность этих фитоценозов. От остальных субассоциаций Tanaceto-Artemisietum vulgaris данную отличает наличие группы дифференциальных видов — *Chenopodium album*, *Atriplex patula*, *Fallopia convolvulus*, *Sonchus oleraceus*, *Urtica urens*. Это виды союза Malvion neglectae Hejný 1978. Их распространение связано с микрорайонами индивидуальных домов старого типа, которые имеются в районе наших исследований. На пустырях по окраинам городов еще часто создаются свалки бытовых и садоводческих отходов, на которых сообщества вышеуказанного союза находятся в комплексе с фитоценозами Tanaceto-Artemisietum vulgaris.

г. Субасс. Tanaceto-Artemisietum vulgaris elytrigietosum. Отличается от всех предыдущих субассоциаций преобладанием *Elytrigia repens*, определяющего высокую степень задернения данных фитоценозов. В результате этого процесса заметно снижают свое постоянство и обилие *Artemisia vulgaris* и *Cirsium arvense*.

Arctium tomentosum и *Urtica dioica* в наших описаниях этой единицы не встречены. Типичные местообитания этой субассоциации — подножия крупных холмообразных городских свалок, покрытых толстым слоем глинистого грунта, а также ж.-д. насыпи, укрепленные крупным щебнем. Для фитоценозов из первого типа местообитаний характерно присутствие галофильных видов: *Atriplex prostrata* и *Puccinellia distans*, которые встречаются на пути стока загрязненной жидкости с поверхности склонов свалок.

2. Союз Aegopodion podagrariae Tx. 1967 em. Hilbig, Hienrich et Niemann 1972.

Об единицах этого сравнительно недавно выделенного союза пока очень мало известно. Это в первую очередь связано с трудностями синтаксономической характеристики как союза, так и его единиц. Пока не удалось выявить ни одного характерного вида этого союза, который выделен после объединения в один комплекс целого ряда антропогенных дериватов пограничных нитрофильных сообществ (Hejný е. а., 1979). Мы считаем, что выделение союза Aegopodion

podagrariae соответствует принципам школы Браун-Бланке, так как каждый входящий в состав этого союза дериват обладает очень важным признаком растительной ассоциации —сходством всего флористического состава всех входящих в нее растительных сообществ. Флористический состав приведенных в данной работе северолитовских синтаксонов союза хорошо соответствует индикационной группе видов союза Aegopodion podagrariae, которую приводят Hejný с соавторами (1979). В наших описаниях встречены следующие виды этой группы: *Aegopodium podagraria*, *Anthriscus sylvestris*, *Artemisia vulgaris*, *Dactylis glomerata*, *Elytrigia repens*, *Glechoma hederacea*, *Lamium album*, *Poa trivialis*, *Ranunculus repens*, *Taraxacum officinale*, *Urtica dioica*. Отсутствуют — *Arrhenatherum elatius*, *Galeopsis tetrahit*, *Heracleum sphondylium*, *Rubus caesius*.

А. Асс. Agropyro repentis-Aegopodietum podagrariae Tx. 1937 p. p. В этой ассоциации постоянно доминирует *Aegopodium podagraria*, субдоминант — *Urtica dioica*. Постоянно присутствующими видами являются *Artemisia vulgaris*, *Arctium tomentosum*, *Elytrigia repens*, *Poa trivialis*, *Taraxacum officinale*, *Dactylis glomerata*. Эта ассоциация соответствует базальному сообществу — BC Urtica dioica—Aegopodium podagraria—[Galio-Urticetea] Kopecký et Hejný 1971 дедуктивной классификационной системы как по своему флористическому составу, так и по типу экотопа, свойственному этим нитрофильным сообществам. И в Северной Литве, и в Центральной Европе сообщества ассоциации занимают полутенистые вторичные экотопы окраин заброшенных огородов, садов, городских парков, естественных зарослей и искусственных насаждений кустарников (особенно вдоль дорог и по берегам канав в парках).

Б. Асс. Anthriscetum sylvestris Hadač 1978. Является типичным примером пограничного сообщества. На примере данной ассоциации можно показать, как западно-европейские исследователи широко используют доминирующие виды для выделения растительных ассоциаций. Доминирующий вид может быть основным характерным видом ассоциации, но только тогда, когда его появление связано с каким-то изменением флористического состава сообщества (Василевич, 1983). Но нередки случаи, когда эта закономерность соблюдается, хотя постоянный доминант стенотопным видом не является. В данном случае различия флористического состава Anthriscetum sylvestris по сравнению с другими сообществами Aegopodion podagrariae заключаются в присутствии в описаниях этой ассоциации определенной диагностически важной группы, которую составляют постоянные и постоянно доминирующие виды. Последними видами ассоциации являются *Anthriscus sylvestris* и *Urtica dioica*, хотя в некоторых наших описаниях они встречаются с более низким обилием из-за достаточно большого покрытия постоянных видов приземного яруса *Elytrigia repens* и *Glechoma hederacea*. Кроме вышеуказанных видов, в состав диагностически важной группы северолитовской ассоциации Anthriscetum sylvestris входят постоянные виды — *Artemisia vulgaris*, *Arctium tomentosum*, *Lamium album*, *Poa trivialis*, *Dactylis glomerata*, *Taraxacum officinale*, *Ranunculus repens*.

Мы провели сравнение северолитовской ассоциации с аналогичной той, которую приводит T. Krippelová (1981) для Кошицкой котловины (Чехословакия). Хотя пункты местонахождений этих ассоциаций достаточно отдалены друг от друга, соответствие флористического состава сравниваемых ассоциаций хорошее. Местообитания этих нитрофильных, пограничных фитоценозов в Шяуляе расположены по берегам каналов сточных вод на окраине городского парка и загрязненных ручейков у мясокомбината, у стен зернохранилища, вдоль железной дороги в районе ст. Губерния. Это экотопы, в которых постоянно повреждается и загрязняется почвенный покров: производится чистка каналов, и ил выбрасывается на берега, у ручейков происходит скопление загрязнителей после паводков, в зоне железной дороги скапливаются отходы от чистки ж.-д. путей.

Кроме типового варианта, мы выделили Anthriscetum sylvestris-var. Myosoton aquaticum. В этом варианте, кроме *Anthriscus sylvestris* и *Urtica dioica*, постоянно доминируют *Lamium album*, *Glechoma hederacea*, *Myosoton aquaticum*. Постоянно встречаются *Rumex obtusifolius*, *Poa trivialis*, *Dactylis glomerata*. Этот вариант занимает наиболее сырые местообитания берегов каналов сточных вод.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. Классификация растительности. Л.: Наука, 1969. 275 с. — *Василевич В. И.* О растительных ассоциациях ельников Северо-Запада. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 12, с. 1604—1613. — *Гусев Ю. Д.* Изменение рудеральной флоры Ленинградской области за 200 лет. — Бот. журн., 1968, т. 53, № 11, с. 1569—1579. — *Туганаев В. В.* Агрофитоценозы современного земледелия и их история. М.: Наука, 1984. 88 с. — *Brandes D.* Ruderalgesellschaften des Verbandes Arction Tx. 1937 im östlichen Niedersachsen. — Braunschw. Naturk. Schr., 1980, Bd 1, Hf 1, S. 77—104. — *Czaplewska J.* Zbiorowiska roślin ruderalnych na terenie Aleksandrowa Kujawskiego, Ciechocinka, Nieszawy i Włocławka. — Stud. Soc. Sci. Torun., Sec. D. (Bot.), 1980, vol. 11, № 2. 179 s. — *Eliáš P.* A short survey of the ruderal plant communities of Western Slovakia. — Acta Bot. Acad. Sci. Hung., 1981, t. 27, f. 3/4, p. 335—349. — *Faliński J. B.* Neofity i neofitizm. Dyskusje fitosocjologiczne (5). — Ekol. Polska, Ser. B, 1969, t. 15, zes. 4, s. 337—355. — *Gutte P.* Ruderalpflanzengesellschaften West- und Mittelsachsens. — Fedd. Repert., 1972, Bd 83, Hf 1/2, S. 11—122. — *Gutte P.* Zur einigen nitrophilen Pflanzengesellschaften von Kiew (Ukrainische SSR). — Fedd. Repert., 1973, Bd 84, Hf 7/8, S. 609—618. — *Hejný S., Kopecký K., Jehlik V., Krippelová T.* Přehled ruderalnich rostlinnych spoločenstev Československa. — Rozpr. Čs. Akad. Věd., Ser. Math.-Nat., 1979, Ročn. 89, seš. 2. 100 s. — *Holub J., Hejný S., Moravec J., Neuhäusl R.* — Übersicht der höheren Vegetationseinheiten der Tschechoslowakai. — Rozpr. Čs. Akad. Věd., Ser. Math.-Nat., 1967, Ročn. 77, seš. 3, 75 s. — *Kępczyński K.* Zbiorowiska roślin synantropijnych na terenie miasta Bydgoszczy. — Acta Univ. N. Copernici, Biologia, 1975, t. 17, s. 3—87. — *Kopecký K., Hejný S.* A new approach to the classification of antropogenic plant communities. — Vegetatio, 1974, vol. 129, p. 17—20. — *Kornaś J.* Zespoły synantropijne.— In: Szata roślinna Polski, Warszawa: PWN, 1977, t. 1, s. 442—465. — *Krippelová T.* Synantrope vegetation des Beckens Kosicka kotlina. Bratislava: VEDA, 1981. 215 S. — *Medwecka-Kornaś A., Kornaś J., Pawłowski B., Zarzycki K.* Przegląd wazniejszych zespołów roślinnych Polski. — In: Szata roślinna Polski. Warszawa: PWN, 1977, t. 1, s. 279—297. — *Natkevičaitė-Ivanauskienė M.* Botaninė geografija ir fitocenologijos pagrindai. Vilnius: Mokslas, 1983. 280 p. — *Oberdorfer E.* Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Jena: Gustav Fischer, 1957. 564 S. — *Rostański K., Gutte P.* Roślinność ruderalna miasta Wrocława. Mater Zakł. Fitosoc. Stosw. U. W., 1971, № 27, s. 167—215. — *Sowa R.* Roślinne zespoły ruderalne na terénie Łodzi. — Łódz. Tow. Nauk., Wydz. III Nauk mat.-przyr., 1964, Zes. 96, s. 5—30. — *Westhoff V., Maarel E., van der.* The Braun-Blanquet approach. — In: Handbook of vegetation science. Hague: Junk, 1973, p. 617—726.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 2 II 1985.

УДК 58.12(571.651.8) Бот. журн., т. 70, № 12

Т. И. Иванова, М. Д. Васьковский, В. К. Владимиров

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ДЫХАНИЯ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ ОСТРОВА ВРАНГЕЛЯ

T. I. IVANOVA, M. D. VASKOVSKY, V. K. VLADIMIROV. SEASONAL CHANGES IN RESPIRATION OF HERBACEOUS PLANTS FROM WRANGEL ISLAND

Изучены сезонные изменения дыхательной способности (ДС) 15 видов травянистых растений о. Врангеля. Показано, что сезонный ход ДС для большинства видов однотипен: максимальная ДС наблюдается весной, затем ее величина падает до постоянного уровня. У некоторых видов она вновь возрастает к концу вегетации. Обсуждается ведущая роль ростовых процессов в определении динамики ДС в течение вегетационного сезона.

Изучение одной из основных физиологических функций — дыхания — в естественных условиях обитания растений необходимо для эколого-физиологической характеристики вида. Среди показателей дыхательного газообмена существенное место принадлежит характеру вегетационных изменений дыхания. При этом следует различать изменения интенсивности дыхания под влиянием температуры и колебания величины дыхательной способности (ДС) в сезоне (см.: Семихатова, 1968). Данные о сезонной динамике способствуют расширению наших представлений об онтогенетическом ходе дыхания, дают материал для суждения о взаимосвязях основных физиологических функций — фотосинтеза, дыхания и роста — и их изменениях в сезоне. Изучение характера вегетацион-

ного хода дыхания на фоне меняющейся экологической обстановки является средством выявления лимитирующих дыхание факторов, оказывающих влияние на продуктивность. Кроме того, сведения о сезонных изменениях дыхания необходимы для подсчета дыхательных затрат, что в свою очередь дает информацию для моделирования роли дыхания в продукционном процессе.

Несмотря на несомненную важность этого показателя, он сравнительно мало исследован. Особенно мало данных для растений тундрового биома. В литературе нам не удалось найти материала, позволившего сколько-нибудь полно охарактеризовать ход вегетационных изменений дыхания листьев арктических растений. Измерения дыхания, проводившиеся на стационарах Крайнего Севера, дают лишь фрагментарные сведения о вегетационном ходе дыхания изученных растений (Wager, 1941; Tieszen, 1973; Mayo e. a., 1973, 1977). Малое число определений (1—2 за сезон) не позволили авторам составить представление о направленности изменений дыхания в сезоне. Однако в работе A. Hartgerink и J. Mayo (1976) было отмечено, что дыхание листьев зимнезеленого кустарничка *Dryas integrifolia*, измеряемое в полевых условиях при меняющейся температуре, уменьшается от фазы бутонизации к фазе плодоношения. Падение дыхания происходит не столько из-за снижения температуры воздуха к концу лета, как вследствие уменьшения (в 3 раза) величины ДС. Этому факту авторы придают большое адаптивное значение, считая, что изменение величины ДС листьев зимнезеленого растения способствует снижению расхода ассимилятов на дыхание в осенне-зимний период.

Имеются лишь отдельные данные о вегетационных изменениях дыхания растений горных тундр. O. Skre и F. Wielgolaski (1975), исследовавшие довольно значительное число растений горных тундр Норвегии (Hardangervidda), нашли, что максимальные величины дыхания у разных видов наблюдаются в разное время сезона. Было обнаружено также, что у ряда видов дыхание к концу сезона увеличивается, что авторы связывают со старением листьев. R. Moore с сотрудниками (1973) определили дыхание листьев у 4 видов травянистых альпийских растений горных тундр при диапазоне температур от 10 до 30°, однако эти определения охватили только середину сезона и не были соотнесены авторами с фазами развития растений. Moore с сотрудниками отмечают, что у одного из изученных видов дыхание, измеренное при одной и той же температуре, за короткий промежуток времени (14 дней) уменьшилось в 2.5 раза, в то время как у других видов в период определений (около 30 дней) оно изменялось незначительно. Таким образом, в настоящее время в литературе нет отчетливой картины вегетационных изменений дыхания и неизвестны причины, их вызывающие.

Задачей нашего исследования было определение вегетационных изменений дыхания ряда растений о. Врангеля, обычных для тундровых сообществ.

Методика и объекты исследования

Работу проводили на о. Врангеля, в районе бухты Роджерса (71° с. ш.). Климат острова характеризуется суровой, малоснежной зимой и коротким относительно холодным летом. По многолетним данным метеостанции, в бухте Роджерса таяние снега наблюдается во второй половине июня, осеннее выпадение снега — в конце августа — начале сентября. Продолжительность вегетационного периода не превышает 70—80 дней. Заморозки, град, снег могут быть в любое время летнего периода. Самые теплые дни приходятся на период 10—20 июля. Сезоны 1976, 1977 и 1978 гг., в которые проводили настоящую работу, по температуре, влажности, числу солнечных дней можно отнести к типичным для данного района. По продолжительности безморозного периода, срокам начала вегетации эти сезоны несколько различались.

По характеру растительности остров относят к подзоне арктических тундр (Петровский, 1967). Флора острова, и в частности окрестностей бухты Роджерса, описана в работах В. В. Петровского (1967, 1973). Объектами наших исследований были выбраны 15 видов типичных для данного района травянистых растений различных феноритмотипов, относящихся к 7 семействам. Дыхание определяли манометрическим методом при одной и той же температуре,

характеризуя ДС. В пробу всегда брали прикорневые листья от большого числа растений. Листья или части растений срезали, во влажной фильтровальной бумаге переносили в лабораторию, где приготовляли среднюю пробу. Мелкие листья (*Oxygraphis glacialis*, *Saxifraga hirculus*, *Polemonium boreale* и др.) помещали в манометрический сосудик целиком. Крупные (*Lagotis minor*, *Nardosmia frigida*, *Polygonum bistorta*) разрезали и в пробу брали части нескольких листьев.

Благодаря принятой методике отбора проб для определения дыхания полученные данные можно считать репрезентативными для вида в данном местообитании. В связи с тем, что о микроклиматических условиях на уровне растительного покрова, имеющих большое значение для развития растений, трудно судить по данным метеостанции, на выбранном нами участке проводили определения температуры воздуха в приземном слое.

Результаты исследования

Измерения температуры приземного слоя воздуха показали, что ее суточные колебания определяются типом погоды. В ясную, безветренную погоду они могут быть довольно значительными — от 0 до 20 °С. При этом повышения температуры до 20 ° весьма кратковременны. Среднесуточная температура в период вегетации изменяется мало; также невелик диапазон изменений минимальных температур (см. таблицу). По данным Т. В. Герасименко (1974) для того же района, температура листьев, как правило, на 2—3° превышает температуру приземного слоя воздуха. На этом основании мы условно приняли, что температура листьев в течение большей части вегетационного сезона близка к 10°, поэтому мы определяли дыхание при 10°. В начале сезона измерения проводили ежедневно или через день, в конце реже — через 5—7 дней. Полученные результаты позволили представить ход вегетационных изменений дыхания листьев 15 видов травянистых растений о. Врангеля.

Среднесуточная и минимальная температуры (°С) воздуха в приземном слое

Дата	1976 г.		1977 г.		1978 г.	
	средне-суточная	минималь-ная	средне-суточная	минималь-ная	средне-суточная	минималь-ная
Июнь						
19—21	—	—	—	—	7.5	—1.5
22—23	—	—	—	—	2.0	—2.5
24—27	—	—	—	—	0	—3.5
28—30	—	—	—	—	2.0	—2.5
Июль						
1—3	2.0	0	—	—	1.8	0.5
4—7	6.5	2.0	—	—	7.5	2.0
8—10	5.6	1.0	—	—	7.6	2.0
11—15	9.4	2.0	11.5	3.0	8.4	2.0
16—20	7.3	—1.0	7.0	3.0	7.8	0
21—25	5.0	2.0	4.5	2.0	4.6	1.0
26—31	6.3	0	6.0	0	11.5	2.0
Август						
1—5	5.0	—3.0	3.0	0	4.8	1.0
6—10	3.2	0	4.2	0	2.3	—5.0
11—15	—	—	3.0	0	2.4	—2.0
16—26	—	—	1.0	—2.0	—	—

Для подавляющего большинства исследованных нами видов вегетационный ход ДС оказался сходным. Это хорошо демонстрирует рис. 1, где представлены данные для 7 видов растений. Аналогичные кривые хода ДС характерны также для *Astragalus umbellatus*, *Lagotis minor*, *Saussurea tilesii*, *Artemisia arctica*, *Oxyria digyna*. Полученные кривые вегетационного хода ДС могут быть описаны следующим образом: максимальная величина наблюдается в начале сезона, затем ДС снижается и выходит на плато, которое у ряда видов сохраняется до

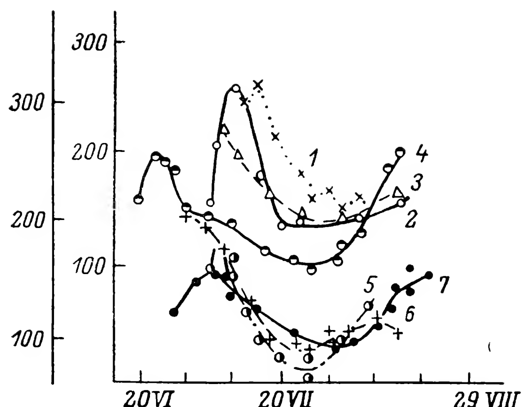


Рис. 1. Сезонные изменения величины дыхательной способности листьев.

Здесь и на рис. 2—4: *на оси абсцисс*: даты определений; *на оси ординат*: интенсивность дыхания при 10 °С, мкл O_2/г сыр. массы·ч. *1* — *Nardosmia frigida*, *2* — *Polemonium boreale*, *3* — *Taraxacum chamissonis*, *4* — *Primula tschuktschorum*, *5* — *Saxifraga hirculus*, *6* — *Valeriana capitata*, *7* — *Oxygraphis glacialis*.

конца сезона. У других видов к концу сезона плато сменяется новым подъемом ДС.

Весь ход вегетационных изменений ДС можно условно разделить на 3 отрезка, которые мы разберем более подробно, для того чтобы попытаться выявить видовую специфичность и причины, обусловливающие изменения величины ДС. Обратимся к первому отрезку кривой, включающему весенний максимум величины ДС. Из рис. 1 видно, что у некоторых видов (например, *Polemonium boreale*, *Nardosmia frigida*, *Primula tschuktschorum*) ДС не сразу достигает максимальных значений. В начале вегетации ДС у этих видов низкая, но быстро увеличивается и через несколько дней достигает максимума. Аналогичная картина была получена для *Alopecurus alpinus*, *Lagotis minor*, *Astragalus umbellatus*. Небольшой подъем кривой вегетационного хода ДС отмечен и у *Anemone nemorosa* в работе Т. К. Горышиной (1968). Из литературы известно, что подобный ход дыхания в начале вегетации присущ листьям на начальных стадиях развития (Kidd e. a., 1923; Arney, 1947; Джеймс, 1956), поэтому увеличение ДС может быть обнаружено только на ранней стадии онтогенеза. В своих опытах мы не всегда наблюдали это явление, так как в отдельные годы начало измерений дыхания не совпадало с началом вегетации, и в первых опытах мы определяли дыхание листьев, находящихся на разных стадиях онтогенеза.

Следовательно, начальное увеличение дыхания весной не отражает специфики изученных растений и, вероятно, может происходить и у тех видов, у которых на рис. 1 его нет.

После достижения максимальных величин ДС уменьшается до некоторого постоянного уровня, который сохраняется в течение более или менее длительного времени. Скорость снижения ДС до уровня, условно названного нами «плато», различна у разных видов: резкое падение дыхания отмечено у *Polemonium boreale* и *Lagotis minor*, плавное — у *Primula tschuktschorum*, *Saussurea tilesii*, *Oxygraphis glacialis* (рис. 1—3).

Протяженность плато во времени также различна у разных видов — от 7 до 20 дней. Величина ДС на уровне плато в 2.5—1.5 раза меньше, чем в точке максимума, и для всех видов является наименьшей в период вегетации.

Обращает на себя внимание тот факт, что выход ДС на плато у всех исследованных видов совпадает по времени с серединой лета: 25—30 июля ДС всех изученных видов минимальна. В разные годы время выхода ДС на плато варьирует незначительно (рис. 2, *А*, *Б*). Оно, как и другие параметры изменения ДС в сезоне, мало зависит от феноритмотипа растений. Так, максимальные величины ДС только у весенних растений (*Primula tschuktschorum*, *Oxygraphis glacialis*) совпадают с фазой цветения. Однако во время относительно длительного периода цветения у этих растений ДС не сохраняется на одном уровне, а постепенно падает. У поздноцветущих растений максимальное дыхание приходится на фазу вегетативного роста. Тот факт, что переход этих растений к генеративному развитию не оказывает влияния на величину ДС, подтверждается одновременными определениями дыхания растений, находящихся на разных фазах развития. Такие определения были возможны в силу того, что на участках с различным рельефом (из-за разновременного таяния снега) можно одновременно найти экземпляры, находящиеся в разных фазах. Опыты показали, например, что 12 VII 1978 у *Primula tschuktschorum* ДС листьев цветущих растений равна 140, а плодоносящих — 120 мкл O_2/г сыр. массы·ч. Дыхание

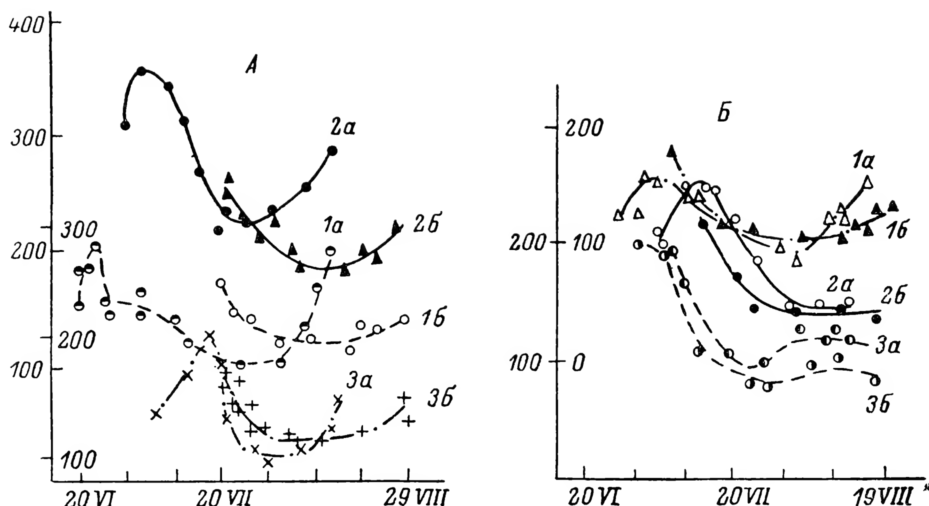


Рис. 2. Ход дыхания листьев в разные вегетационные сезоны.

А — вегетационные сезоны 1978 (*а*) и 1977 (*б*) гг.: *1* — *Primula tschuktschorum*, *2* — *Astragalus umbellatus*, *3* — *Saussurea tilesii*; *Б* — вегетационные сезоны 1978 (*а*) и 1976 (*б*) гг.: *1* — *Oxygraphis glacialis*, *2* — *Artemisia arctica*, *3* — *Valeriana capitata*.

листьев *Polemonium boreale*, измеренное в одно и то же время, также почти не различается у цветущих и находящихся в фазе бутонизации растений и составляет соответственно 180 и 160 мкл O_2/г сыр. массы·ч. У ряда растений различных феноритмотипов величина ДС сохранялась на относительно постоянном уровне вплоть до конца сезона (см. рис. 2).

Из общего числа изученных видов можно выделить несколько, дыхание листьев которых после достижения плато вновь увеличивается (*Oxyria digyna*, *Lagotis minor*, *Astragalus umbellatus* — рис. 3 — и *Primula tschuktschorum* — рис. 2, *А*). Степень этого увеличения различна и иногда столь значительна, что интенсивность дыхания достигает весеннего максимума. Осенний подъем дыхания наблюдается в конце лета, и сроки его наступления зависят от погодных условий. Так, более теплый конец лета 1977 г. задержал осенний подъем дыхания. Увеличение дыхания к концу сезона не удается связать с фенологией растений, так как у ряда видов разных фенологических групп величина ДС сохраняется на относительно постоянном уровне вплоть до конца наблюдений (рис. 2, *А*, *Б*).

Из 15 исследованных нами растений у двух — *Polygonum bistorta* subsp. *ellipticum* и *Caltha arctica* — был получен отличный от описанного ход изменений ДС в сезоне (рис. 4). У этих видов дыхание листьев почти не изменялось в течение периода наблюдений.

Обсуждение результатов

Известно, что вегетационные изменения дыхания обусловлены влиянием комплекса внешних и внутренних факторов. Определение дыхания при постоянной температуре (т. е. дыхательной способности, ДС) позволяет до некоторой степени элиминировать влияние изменения температуры в сезоне (Семихатова, 1968; Горышина, 1968), однако для о. Врангеля, где среднесуточная температура воздуха в сезоне мало варьирует (см. таблицу), можно считать, что изменения ДС определяют изменения дыхания в естественных условиях, поэтому, анализируя полученные нами кривые, следует рассмотреть возможное влияние как внешних, так и внутренних факторов на разных этапах онтогенеза.

Однотипный характер сезонных изменений ДС у подавляющего большинства исследованных видов травянистых растений о. Врангеля позволяет предположить наличие единого для всех растений фактора, определяющего ход ДС в сезоне. Одним из ведущих экологических факторов в Арктике несомненно является температура, так как именно она лимитирует жизнедеятельность растений. Уже не подлежит сомнению тот факт, что рост растений в высоких

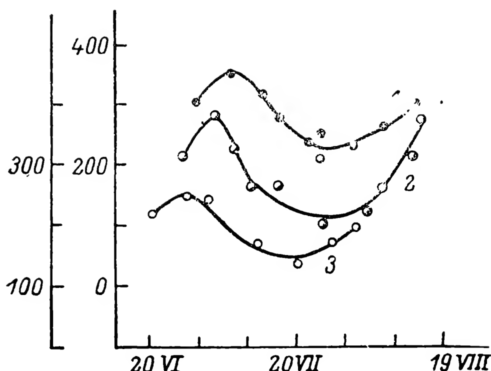


Рис. 3. Вегетационные изменения дыхания листьев растений разных феноритмотипов.

1 — *Astragalus umbellatus*, 2 — *Lagotis minor*, 3 — *Oxyria digyna*.

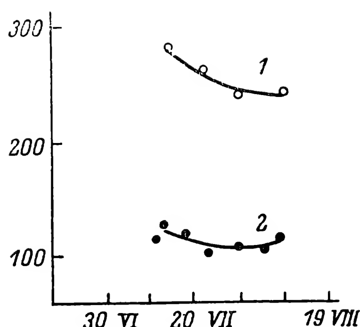


Рис. 4. Сезонные изменения дыхания листьев.

1 — *Polygonum bistorta* subsp. *ellipticum*, 2 — *Caltha arctica*.

широтах при относительно низких температурах приводит к увеличению ДС растений (Wager, 1941; Mooney, Billings, 1961; Иванова, Васьковский, 1976; Кислюк, Васьковский, 1981; Иванова и др., 1983; Иванова, Семихатова, 1984). При этом увеличение дыхания коррелирует с рядом особенностей морфологии и ультраструктуры клеток листа, в частности с увеличением количества митохондрий (Мирославов, Буболо, 1980). Однако причина весеннего максимума дыхания, наблюдаемого в ходе вегетации, как нам представляется, кроется не в температурном режиме, так как средняя температура этого периода мало отличается от средней температуры начала июля или августа (см. таблицу). Кроме того, по нашим данным, изменения интенсивности дыхания в течение всего сезона не обнаруживают тесной связи с изменениями температуры, ни среднесуточной, ни минимальной (рис. 5). Более того, наши определения показали, что интенсивность дыхания до и после довольно значительного заморозка (—4 °С) не изменяется. Так, дыхание *Primula tschuktschorum* до заморозка было 130, после — 140 мкл O_2/г сыр. массы·ч.

Из внутренних факторов на величину ДС может оказать влияние прежде всего фотосинтез. Связь дыхания и фотосинтеза была показана, в частности, при анализе вегетационного хода длительно вегетирующих растений лесостепной дубравы (Горышина, 1975). Однако на характер вегетационных изменений дыхания арктических растений фотосинтез, по-видимому, не может оказать непосредственного влияния, так как образование биомассы этих растений, особенно в весенний период, происходит в большой мере за счет запасных веществ и связь дыхания с фотосинтезом у них очень сложна. Действительно, по данным Т. В. Герасименко и О. В. Заленского (1973), полученным для растений о. Врангеля, максимальные величины потенциального фотосинтеза у представителей различных феноритмотипов наблюдаются в период наиболее благоприятной экологической обстановки — в середине лета. Аналогичные данные на других видах получил L. Tieszen (1978) на мысе Барроу. Дыхание листьев исследованных растений в этот период минимально. В роли ведущего фактора в изменениях дыхания арктических растений, по-видимому, выступает другой внутренний фактор — рост. Связь весеннего подъема дыхания с онтогенезом листа настолько очевидна, что определяющая роль ростовых процессов в этот период не вызывает сомнений. Однако и в дальнейшем ростовые процессы, по-видимому, определяют изменения дыхания в сезоне. Действительно, мы отмечали корреляцию между ходом ДС и накоплением биомассы в течение сезона у трех исследованных видов (Семихатова и др., 1979), на двух других видах (*Saussurea tilesii*, *Nardosmia frigida*) показана связь роста листьев с интенсивностью их дыхания: выход ДС на плато совпадает с прекращением увеличения размеров листьев этих растений.

Итак, есть основания утверждать, что у изученных растений рост выступает как основной регулятор изменений ДС в весенне-летний период. Исходя

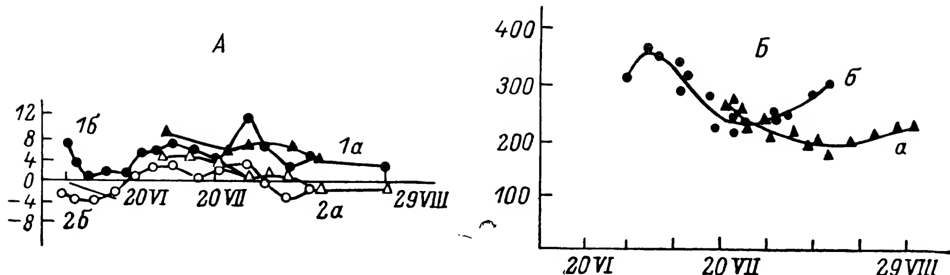


Рис. 5. Ход температуры (*А*) и дыхания (*Б*) в вегетационных сезонах 1977 (*а*) и 1978 (*б*) гг.

А: *на оси абсцисс*: даты; *на оси ординат*: температура, °С. *1* — среднесуточная температура за 3- или 5-дневный период, *2* — минимальная температура за тот же период; *Б*: обозначения на осях, как на рис. 1.

из этого, можно объяснить почти одновременный выход ДС на плато у разных по фенологии растений, если допустить, что рост, т. е. увеличение биомассы надземных органов, происходит у всех изученных растений в одинаковые сроки. Это предположение находит подтверждение в ряде работ по определению сезонных изменений биомассы (продуктивности) тундровых растений. Так, Skre и Wielgolaski (1975) отмечают, что увеличение биомассы надземных органов тундровых растений происходит в первую половину лета, а затем, несмотря на благоприятные экологические условия, сильно замедляется, либо совсем прекращается. Тесная связь хода ДС в сезоне с ростовыми процессами была обнаружена ранее у эфемероидов лесостепной дубравы, биологическое сходство которых с арктическими растениями подчеркивает Горышина (1968). Таким образом, для всех исследованных нами растений весенний подъем величины ДС и последующее ее снижение до уровня плато определяются интенсивностью ростовых процессов. Однако к концу сезона в ходе изменений ДС выявляются различия — у ряда видов ДС повышается. Поскольку осенний подъем дыхания наблюдается в период прогрессивного снижения температуры (см. рис. 5), можно предположить, что он обусловлен различной чувствительностью отдельных видов к низким температурам. Однако следует обратить внимание на следующее обстоятельство. В работе Н. В. Шиловой (1977), проведенной на о. Врангеля, показано, что время и динамика формирования листовых зачатков и их внутрипочечное развитие различаются у разных видов. Так, например, у *Valeriana capitata* заложение листьев происходит в июле, а у *Primula tschuktschorum* и *Lagotis minor* — в августе. У этих растений различается и ход ДС в осенний период. *P. tschuktschorum* и *L. minor* относятся к той группе растений, у которой ДС увеличивается в августе. Исходя из этого, можно высказать предположение, что осенний подъем дыхания обусловлен тоже ростовыми процессами, а именно заложением листьев и внутрипочечным их ростом. Наблюдения за ходом изменения ДС и ростом почек древесных растений провели П. А. Комарницкий с сотрудниками (1981). Авторы отмечают увеличение ДС в период роста почек в осеннее время.

В заключение хочется высказать предположение относительно того, что может являться сигналом к прекращению или замедлению роста надземных органов. Возможно, эту роль играет высота стояния солнца, т. е. световые условия в конце июля—начале августа, так как в это время солнце впервые заходит за горизонт после непрерывного светового дня. Такое предположение нам кажется вполне вероятным, так как именно длина дня в опытах R. Bieble (1967) играла роль «триггера» в изменении теплоустойчивости от «летнего» к «осеннему» уровню.

Таким образом, установленные закономерные изменения ДС листьев многолетних травянистых растений о. Врангеля в сезоне показали, что для подавляющего числа видов ход изменений ДС описывается кривой с весенним максимумом, затем наблюдается уменьшение дыхания до постоянной величины — плато, длительность поддержания которого зависит от вида растения и погодных условий сезона. Для ряда видов характерен вторичный подъем дыхания осенью. Переход растений к генеративному развитию (цветению и плодоношению)

не оказывает влияния на величину ДС. Основным фактором, определяющим сезонные изменения ДС исследованных видов растений, по нашему мнению, являются ростовые процессы.

ЛИТЕРАТУРА

Герасименко Т. В. Эколого-физиологические исследования фотосинтеза растений острова Врангеля: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1974. 21 с. — *Герасименко Т. В., Заленский О. В.* Суточная и сезонная динамика фотосинтеза растений острова Врангеля. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 11, с. 1655—1666. — *Горышина Т. К.* О дыхании ранневесенних дубравных эфемероидов в природных условиях. — Вестн. ЛГУ, 1968, сер. биол., № 1, с. 77—83. — *Горышина Т. К.* Экология травянистых растений лесостепной дубравы. Л.: Изд-во ЛГУ, 1975. 126 с. — *Джеймс В.* Дыхание растений. М.: Изд-во иностр. лит., 1956. 440 с. — *Иванова Т. И., Васьковский М. Д.* Дыхание растений острова Врангеля. — Бот. журн., 1976, т. 61, № 3, с. 243—252. — *Иванова Т. И., Локтева Т. Н., Шухтина Г. Г.* Дыхание растений Хибин. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 11, с. 1637—1643. — *Иванова Т. И., Семихатова О. А.* Дыхание арктических растений и его адаптивные особенности. — В кн.: Адаптация организмов к условиям Крайнего Севера. Таллин: 1984, с. 59—64. — *Кислюк И. М., Васьковский М. Д.* Реакция растений арктической тундры на повышение температуры в экспериментальных условиях. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 12, с. 1710—1720. — *Китсинг Л. И., Королева Т. М., Петровский В. В.* Флора сосудистых растений окрестностей бухты Роджерс (о. Врангеля). — Бот. журн., 1974, т. 59, № 11, с. 1002—1012. — *Комарницкий П. А., Кравец В. С., Лукьянов Л. С. и др.* Дыхание, рост и морозостойкость почек черешни в условиях юга Украины. — Физиол. и биохим. культ. раст., 1981, т. 13, № 5, с. 501—506. — *Мирославов Е. А., Буболо Л. С.* Ультраструктура клеток хлоренхимы листа некоторых представителей флоры Крайнего Севера. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 11, с. 1523—1529. — *Петровский В. В.* Очерк растительных сообществ центральной части острова Врангеля. — Бот. журн., 1967, т. 52, № 3, с. 332—343. — *Петровский В. В.* Список сосудистых растений острова Врангеля. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 1, с. 113—126.— *Семихатова О. А.* Показатели, характеризующие дыхательный газообмен растений. — Бот. журн., 1968, т. 53, № 8, с. 1069—1084. — *Семихатова О. А., Иванова Т. И., Головко Т. К.* Дыхание на поддержание структуры клеток у арктических растений. — Физиол. раст., 1979, т. 26, № 5, с. 1093—1102. — *Шилова Н. В.* О внутрипочечном развитии побегов травянистых многолетних растений острова Врангеля. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 3, с. 351—362. — *Arney S. E.* The respiration of strawberry leaves attached to the plant. — New Phytol., 1947, vol. 36, N 1, p. 68—96. — *Bieble R.* Über Warmenhaushalt und Temperaturresistenz arktischer Pflanzen in Westgrönland. — Flora, 1967, Bd 157, Hf 3, S. 327—354. — *Hartgerink A. P., Mayo J. M.* Controlled-environment studies on net assimilation and water relations of *Dryas integrifolia*. — Can. J. Bot., 1976, vol. 54, N 16, p. 1884—1895. — *Kidd F., West C., Briggs G. E.* A quantitative analysis of the growth of *Helianthus annuus*. 1. The respiration of the plant and its parts throughout the life cycle. — Proc. Roy. Soc., Ser. B, 1923, vol. 92, N 648, p. 368—384. — *Mayo J. M., Despain D. G., Zinderen Bakker E. M.*, van. CO_2 assimilation by *Dryas integrifolia* on Devon Island, Northwest Territories. — Can. J. Bot., 1973, vol. 51, N 13, p. 581—588. — *Mayo J. M., Hartgerink A. P., Despain D. G. e. a.* Gas exchange studies of *Carex* and *Dryas* in Truelove Lowland. — In: Truelove Lowland Island, Canada. A high arctic ecosystem / Ed. L. C. Bliss, Univ. Alberta Press, 1977, p. 265—280. — *Mooney H. A., Billings W. D.* Comparative physiological ecology of arctic and alpine populations of *Oxyria digyna*. — Ecol. Monogr., 1961, vol. 31, N 1, p. 1—29. — *Moore R. T., Ehleringer J., Miller Ph. e. a.* Gas exchange studies of four alpine species at Niwot Rigge, Colorado. — In: Primary production and production processes, Tundra Biome/Ed. L. C. Bliss. Univ. Alberta Press, 1973, p. 211—216. — *Skre O., Wielgolaski F. E.* CO_2 exchange studies on single species of Norwegian alpine plants during the 1974 season. — In: Methods and results sections PT-UM / Ed. R. Vik, Oslo, 1975, p. 297—305. — *Tieszen L. L.* Photosynthesis and respiration in arctic tundra grasses: Field light intensity and temperature responses. — Arct. Apl. Res., 1973, vol. 5, N 2, p. 239—252. — *Tieszen L. L.* Photosynthesis in the Principal Barrow, Alaska, Species: a summary of field and laboratory responses. — In: Vegetation and production ecology of an Alaskan Arctic tundra / Ed. L. L. Tieszen. N. Y. etc: Spriger, 1978, p. 241—266. — *Wager H. G.* On the respiration and carbon assimilation rate of some arctic plants as related to temperature. — New Phytol., 1941, vol. 40, N 1, p. 11—41. — *Wielgolaski F. E.* Production energy flow and nutrient cycling through a terrestrial ecosystem at a high area in Norway. — Tundra Biome, Proceed. 4 Int. meeting, 1971, p. 284—290.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 5 VII 1984.

УДК 581.132 Бот. журн., т. 70, № 12

Л. М. Лукьянова, Т. М. Булычева

О ТЕМПЕРАТУРНОЙ ЗАВИСИМОСТИ НАБЛЮДАЕМОГО ФОТОСИНТЕЗА РАСТЕНИЙ ХИБИН ПРИ РАЗЛИЧНОЙ ОСВЕЩЕННОСТИ

L. M. LUKJANOVA, T. M. BULYCHEVA. ON TEMPERATURE RELATION OF PHOTOSYNTHESIS IN THE PLANTS OF KHIBINY AT DIFFERENT LIGHT INTENSITY

Изучена температурная зависимость наблюдаемого фотосинтеза шести видов растений лесного пояса Хибин при различных уровнях освещенности. Форма температурных кривых и положение кардинальных точек определяются экологическими особенностями и происхождением растений.

Эколого-физиологический анализ роли фотосинтеза в адаптации к факторам внешней среды особенно важен у растений, обитающих в экстремальных условиях. В различных климатических зонах, в том числе и в ряде районов Арктики, проведены исследования, пользующиеся широкой известностью (Заленский, 1982).

Фотосинтез растений Кольского полуострова и района Хибин исследован мало (см. обзор работ по CO_2-газообмену и список видов растений, с которыми работали разные авторы: Локтева, Лукьянова, 1981).

Для Хибинского горного массива характерно наличие альпийской и субальпийской флор резко выраженного скандинавского типа. Произрастающие здесь растения представляют значительный интерес для исследований в эколого-физиологическом плане. Развитие растений Хибин определяется главным образом непрерывным полуторамесячным полярным днем и своеобразным тепловым режимом, который нередко более благоприятен в средней части защищенных южных склонов, чем на равнинных участках вне гор. Условия дна долин в ряде случаев приближаются к высокогорным в связи с сильными и частыми температурными инверсиями не только зимой, но и в течение вегетационного периода (Мишкин, 1953; Медведев, 1964; Раменская, 1983).

Отмеченные климатические особенности позволяют считать, что фотосинтетический аппарат растений Хибин имеет специфические адаптации к изменениям световых и температурных условий. Попытка их выявления составила предмет нашего исследования.

Материал и методика

Исследованы шесть видов растений преимущественно лесного пояса гор. Четыре из них в Хибинах поднимаются до верхней границы леса и выше нее: это ортилия однобокая *Orthilia secunda* (L.) House, грушанка средняя *Pyrola media* Sw., кисличник двупестичный *Oxyria digyna* (L.) Hill., золотарник лапландский *Solidago lapponica* Wither. Два последних вида встречаются и в горной тундре. Цицербита альпийская *Cicerbita alpina* (L.) Wallr., как правило, растет в сильном затенении. Кляйтония копытнелистная *Claytonia asarifolia* A. Gray представляет особый интерес: будучи завезена в Хибины в 30-х годах она натурализовалась и стала вытеснять из естественных ценозов местные растения. Изучение адаптационных возможностей этого растения в эколого-физиологическом плане начато ранее (Зуева, Лукьянова, 1979; Лукьянова и др., 1983).

В настоящей работе наблюдаемый фотосинтез измеряли с помощью инфракрасных газоанализаторов ОА-5501 и Инфралит-4 (открытая система, естественная концентрация углекислоты, скорость тока воздуха через листовую камеру около 0.5 л/мин). Листовую камеру со срезанными листьями и латунный змеевик, по которому в нее поступал наружный воздух, помещали в термостатируемую ванну и измерения газообмена проводили обычно в течение 20—30 мин (но не менее 10 мин после достижения стационарного уровня поглощения угле-

кислоты при данной температуре. Освещенность измеряли люксметром Ю-117, ее регулировали изменением расстояния от поверхности камеры до световой установки (лампы ДРЛ) или латунными сетками, помещаемыми над листовой камерой. Температуру листьев контролировали микроэлектротермометром АФНИИ (датчик расположен в дне листовой камеры, а лист нижней стороной прижат к нему сеткой из полиэтиленовой лески). Для каждого уровня освещенности и каждой температуры из естественных условий отбирали пробы листьев и в течение 1—3 дней получали данные в 2—3-кратных повторностях с перекрыванием того участка температурной кривой, на котором прекращали определения накануне. Отбор проб листьев всегда вели в утренние (9—12) часы.

Результаты и обсуждение

При планировании экспериментов по изучению температурной зависимости фотосинтеза хибинских растений были использованы ранее полученные данные (Лукьянова, 1982; Лукьянова, Булычева, 1983), характеризующие форму световой кривой фотосинтеза тех растений, которые представлены в настоящей работе. Интенсивность света, соответствующая прямолинейному участку световой кривой большинства растений (2—4 клк), как правило, наиболее часто встречается под пологом леса в пасмурную погоду. Область перегиба световой кривой (10—15 клк) соответствует интенсивности света в этих местообитаниях в солнечные безоблачные дни летом. Для лесных растений освещенность 25—50 клк находится безусловно в области насыщения наблюдаемого фотосинтеза (Лукьянова, Булычева, 1983; Старостина, 1983), а для растений горных тундр область перегиба световой кривой немного сдвигается (до 15 клк) или остается такой же, как для лесных, но в большинстве случаев световое насыщение фотосинтеза у них начинается также при 25—30 клк. У *Oxyria digyna*, *Cicerbita alpina* и *Solidago lapponica* насыщение видимого фотосинтеза отсутствует вплоть до максимально возможной в наших опытах освещенности — 40—50 клк. Указанные уровни освещенности были выбраны для снятия температурных кривых в диапазоне от околонулевых температур до 40 °С. Следует отметить, что не для всех растений удалось получить подробную зависимость фотосинтеза листьев от температуры при всех уровнях освещенности, так как при высокой интенсивности света температура листьев сильно повышалась.

Результаты определений температурной зависимости наблюдаемого фотосинтеза растений представлены на рис. 1—6.

Мелкие темно-красные листочки и цветонос с бутонами *Oxyria digyna* появляются рано весной сразу после таяния снега по берегам ручьев; затем листья быстро зеленеют и в течение лета образуют крупную розетку, состоящую из 15—30 листьев (площадь каждого листа 5—7 см²). Цветение в начале июля сменяется плодоношением (в этот срок проводили определения фотосинтеза), семена созревают в течение августа—сентября. Температурная зависимость листьев этого растения (рис. 1) имеет следующие черты: 1) ассимиляция углекислоты начинается при отрицательных и околонулевых температурах; 2) оптимум температурных кривых смещается в область более высоких температур с повышением интенсивности света: при 3 клк это 5—10°, при 10 клк — 10—20°, при 25—50 клк — 24—25°; 3) верхняя температурная граница фотосинтеза тоже сдвигается в область более высоких температур — с 28° при 3 клк до примерно 40° при высокой интенсивности света; 4) интенсивность фотосинтеза возрастает более чем в 2 раза при увеличении освещенности в пределах, характерных для естественных местообитаний (от 2 до 10 клк), и заметно меньше при дальнейшем повышении.

Ассимилирующие органы *Orthilia secunda* после перезимовки сохраняются еще в течение 3—5 и более лет. На растениях разных возрастов имеется от 1 до 4 мутовок, каждая из 4—5 листьев. Специальными опытами было определено, что листья текущего и предыдущего годов жизни у 2—3-летних растений имеют близкие величину и динамику газообмена в течение вегетации. Эти растения — вегетирующие, а экземпляры, находящиеся в генеративной фазе (чаще всего это 4—5-летние и более старые растения), не образуют листьев текущего года, а формируют только цветонос. Во всех экспериментах исполь-

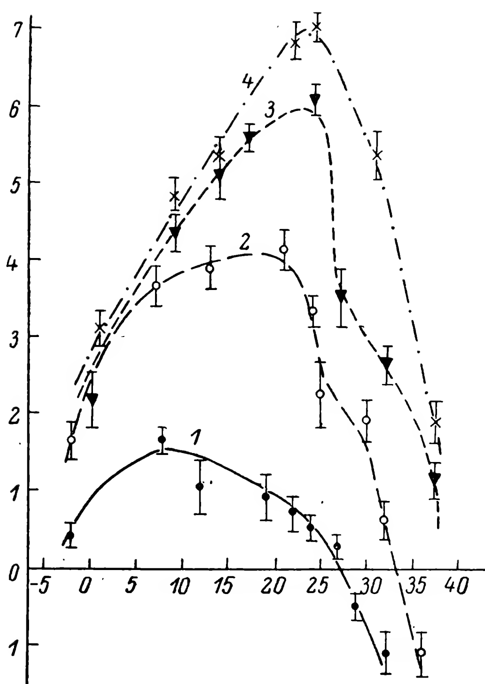


Рис. 1. Температурная зависимость CO_2-газообмена листьев *Oxyria digyna* при разных уровнях освещенности (клк).

Здесь и на рис. 2—4: *1* — 2, *2* — 10, *3* — 25, *4* — 45. *По оси абсцисс* — температура листьев, °C; *по оси ординат* — интенсивность фотосинтеза, мг $CO_2 \cdot дм^{-2} \cdot ч^{-1}$.

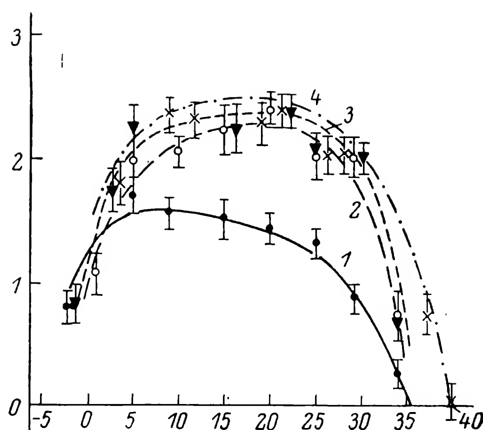


Рис. 2. Температурная зависимость CO_2-газообмена листьев *Orthilia secunda* при разных уровнях освещенности.

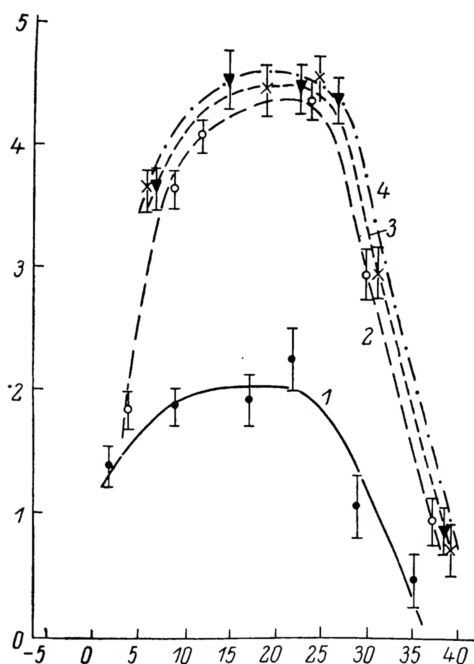


Рис. 3. Температурная зависимость CO_2-газообмена листьев *Pyrola media* при разных уровнях освещенности.

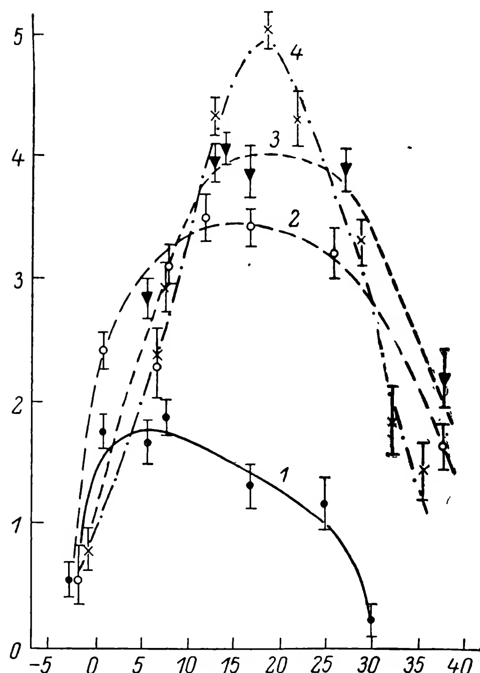


Рис. 4. Температурная зависимость CO_2-газообмена листьев *Solidago lapponica* при разных уровнях освещенности.

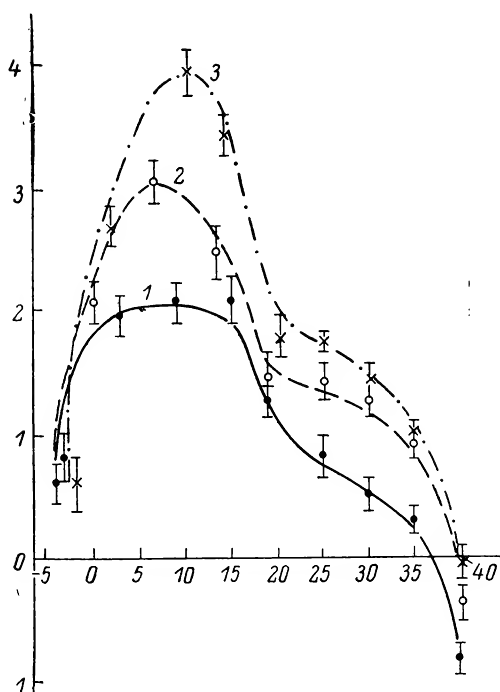


Рис. 5. Температурная зависимость CO_2-газообмена листьев *Cicerbita alpina* при разных уровнях освещенности (клк).

1 — 4, *2* — 14, *3* — 40. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

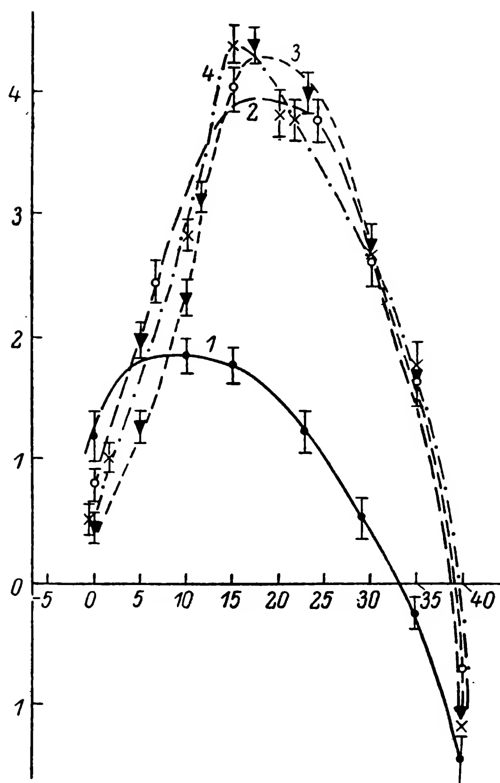


Рис. 6. Температурная зависимость CO_2-газообмена листьев *Claytonia asarifolia* при разных уровнях освещенности.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

зовали листья последних двух лет жизни у 2—3-летних растений; опыты проводили в июле—начале августа. Температурные кривые наблюдаемого фотосинтеза листьев этого растения (рис. 2) имеют уплощенную форму и следующие черты: 1) температурный минимум фотосинтеза при всех освещенностях лежит в области отрицательных температур, уже при 0° поглощается более 1 мг $CO_2 \cdot дм^{-2} \cdot ч^{-1}$; 2) зона оптимума фотосинтеза при всех исследованных освещенностях широка; 3) скорость ассимиляции углекислоты при низкой интенсивности света около 1.5 и увеличивается всего до 2 мг $CO_2 \cdot дм^{-2} \cdot ч^{-1}$ при ее повышении до 10 клк; дальнейшее возрастание освещенности уже не изменяет интенсивности газообмена; 4) максимальная температура, выше которой наблюдаемый фотосинтез прекращается при всех интенсивностях света, почти одинакова: ее диапазон от 35 до 40°.

Перезимовавшие листья прошлого года у *Pyrola media* редко сохраняются до конца лета, обычно после развития листьев текущего года они постепенно отмирают. Фотосинтез измеряли в начале августа у листьев текущего года, достигших полного развития (рис. 3). Характер температурной зависимости наблюдаемого фотосинтеза сходен с таковым у *Orthilia secunda*: 1) уровень фотосинтеза при оптимальной температуре и низкой освещенности такой же, как у *O. secunda*, однако повышается более чем в 2 раза при увеличении интенсивности света; 2) зона температурного оптимума также широкая, но несколько уже, чем у *O. secunda*: от 10 до 25°; 3) интенсивность света в 10 клк насыщает фотосинтез во всем диапазоне исследованных температур; 4) фотосинтез при всех интенсивностях света прекращается при 35—40°.

Зеленая масса *Solidago lapponica* отмирает в течение зимы. В опыт отбирали закончившие рост листья среднего яруса (3—4-й лист от соцветия) в конце июля—начале августа (рис. 4). Температурная зависимость фотосинтеза таких

листьев также определяется освещенностью: 1) температурный минимум при всех интенсивностях света лежит в области отрицательных температур; 2) температурный оптимум сужается с повышением интенсивности света; 3) при 2 клк уже 30° являются верхней температурной границей фотосинтеза, тогда как при бо́льших интенсивностях света ассимиляция углекислоты не прекращается при 35 и даже 40°, однако скорость снижения фотосинтеза наиболее велика при 45 клк.

Вегетация *Cicerbita alpina* начинается в конце июня—начале июля; крупные, тонкие, светло-зеленые листья на высоком стебле уже в конце августа стареют и отмирают. В опыт брали закончившие рост листья 3—4-го яруса (считая от соцветия) в начале августа (рис. 5). О температурных кривых газообмена листьев этого растения можно сказать следующее: 1) минимальная температура, при которой начинается фотосинтез, близка к 0°; 2) с увеличением освещенности оптимум фотосинтеза несколько сужается, оставаясь более низким, чем у других растений (около 10—12°); 3) происходит быстрое снижение уровня поглощения углекислоты при температурах выше 15°; 4) максимальная температура, при которой еще наблюдается поглощение углекислоты, — 37—40°.

Ранней весной (в мае) сразу после таяния снега часто прямо в талой воде ручьев появляются бледно-зеленые перезимовавшие листья осенней генерации *Claytonia asarifolia*, которые довольно быстро (через месяц) сменяются листьями весенней, а в июле — летней генераций. Эти последние довольно крупные, с толстой сильно обводненной листовой пластинкой, активно фотосинтезируют и в августе, и в сентябре, а отмирают уже зимой, под снегом. Листья осенней генерации появляются в конце августа—начале сентября, они заметно мельче летних. Температурная зависимость фотосинтеза была исследована у закончивших рост листьев летней генерации в начале августа (рис. 6). Она характеризуется следующими чертами: 1) возможностью ассимиляции углекислоты при околонулевых температурах; 2) сдвигом зоны оптимума фотосинтеза с 10—15° при 2 клк до 15—25° при более высокой освещенности; 3) резким (более чем в 2 раза) повышением интенсивности газообмена в зоне температурного оптимума при увеличении освещенности с 2 до 10 клк и отсутствием ее изменений при дальнейшем возрастании освещенности; 4) сдвигом верхней границы фотосинтеза с 33—34° при 2 клк до 39—40° при более высокой интенсивности света.

При анализе полученных температурных кривых наблюдаемого фотосинтеза прежде всего следует отметить, что для всех изученных растений нижняя температурная граница поглощения углекислоты лежит ниже 0° (табл. 1), а при околонулевых температурах интенсивность поглощения CO_2 достигает 1 мг $CO_2 \cdot дм^{-2} \cdot ч^{-1}$ и более. Если учесть, что в условиях заполярного лета температура может снизиться очень резко (вплоть до заморозка на почве), то способность не прекращать ассимиляционную деятельность при околонулевых температурах окажется весьма важным адаптивным признаком. Верхняя температурная граница фотосинтеза для пяти видов — около 40° и ниже в зависимости от освещенности, и только *Solidago lapponica* при высокой интенсивности света и 37—38° имеет интенсивность фотосинтеза около 2 мг $CO_2 \cdot дм^{-2} \cdot ч^{-1}$, что позволяет предположить сдвиг верхней температурной границы до 42—45° (табл. 1). Этот вид является эндемиком для Фенноскандии и близок к широко распространенному бореальному виду — золотой розге *Solidago virga aurea* L. Вероятно, способность фотосинтезировать при более высокой, чем это свойственно другим аборигенным видам, температуре является проявлением широкой экологической амплитуды распространения растений этого рода. О. В. Заленский (1982) считал этот факт подтверждением различных возможностей адаптации, своеобразным запасом прочности фотосинтеза по отношению к температуре.

Супероптимальные температуры (выше 20—30°) по-разному влияют на скорость поглощения углекислоты листьями исследованных растений. При насыщающем свете фотосинтез более чем в 2 раза подавляется в интервале 30—35°. У *Cicerbita alpina* такое снижение происходит уже при 20°. М. Д. Васьковский (1983) показал, что после прогрева листьев ряда арктических растений при 35—40° происходит 50 %-ная инактивация фотосинтеза.

Таким образом, хибинские растения могут осуществлять наблюдаемый фотосинтез в широком диапазоне температур — от околонулевых и даже отри-

ТАБЛИЦА 1

Характеристика температурных кривых наблюдаемого фотосинтеза растений Хибин

Вид	Кардинальные точки (°С) при освещенности, характерной для естественных местообитаний (10—25 клк)		
	минимум	максимум	оптимум
Oxyria digyna	—3	35—37	20—25
Orthilia secunda	—2	35—36	10—25
Pyrola media	0	40	15—30
Solidago lapponica	—3	42—45	15—25
Cicerbita alpina	0	37—40	10—15
Claytonia asarifolia	—3	39—40	15—20

цательных до 40—42°. Температурный оптимум наблюдаемого фотосинтеза зависит от освещенности и может быть сдвинут как в сторону более низких (ниже 20°), так и более высоких температур; при этом положение оптимума тем выше, чем выше интенсивность света.

По характеру зависимости температурных кривых фотосинтеза от освещенности в одну группу можно объединить *Pyrola media*, *Orthilia secunda* и *Claytonia asarifolia*, у которых в зоне температурного оптимума при низкой освещенности уровень фотосинтеза заметно ниже, чем при высокой (10 клк и выше). Все три растения — обитатели теневых участков лесного пояса и имеют зимующие ассимилирующие органы. У этих растений световое насыщение фотосинтеза начинается при 10 клк — наиболее часто встречающейся в естественных местообитаниях освещенности. Во вторую группу входят *Oxyria digyna*, *Solidago lapponica* и *Cicerbita alpina*, интенсивность фотосинтеза которых в зоне температурного оптимума также увеличивается с освещенностью, но степень этого увеличения различна: чем выше освещенность, тем меньше прирост величины поглощения углекислоты. Все три растения этой группы — летнезеленые травянистые многолетники и могут обитать как в редкостойных северных лесах, предпочитая, однако, затененные места (*Cicerbita alpina*), так и в горно-тундровом поясе, хотя могут и заходить в лесной пояс (*Oxyria digyna*, *Solidago lapponica*).

Orthilia secunda и *Pyrola media* отличаются от других растений большей шириной зоны оптимума (15—20°). Оба эти растения — бореальные виды, полукустарнички с зимующими листьями. У остальных растений зона оптимальных для фотосинтеза температур более узкая и еще сужается с повышением интенсивности света. Все они — травянистые многолетники, распространенные в арктической или субарктической зонах.

Максимальная величина наблюдаемого фотосинтеза при оптимальных температуре и освещенности отмечена у быстро растущей *Oxyria digyna* — вида, процветающего в разнообразных условиях — от Чукотки до Пиренеев. Самые низкие величины ассимиляции углекислоты отмечены у вечнозеленого полукустарничка *Orthilia secunda*.

Полученные результаты в целом подтверждают имеющиеся в литературе сведения о зависимости температурных характеристик фотосинтеза от света. Для альпийских видов, например *Ranunculus glacialis*, показан сдвиг вправо кардинальных точек температурной кривой фотосинтеза при увеличении освещенности с 10 до 75 клк (Pisek e. a., 1973), а у *Carex curvula* зона оптимума расширяется от 16—28 до 3—31° со снижением интенсивности света в 15 раз (Korner, 1982). У тундровых злаков и осок оптимальная для фотосинтеза температура повышалась в зависимости от интенсивности света с 8 до 15° (Tieszen, 1978). Аналогичные данные получены для пустынных и антарктических лишайников, у которых оптимум и верхний температурный предел фотосинтеза возрастали при увеличении освещенности от 8800 до 48 500 лк (Lange, 1969).

В настоящей работе интенсивность углекислотного газообмена приведена в расчете на единицу площади листьев. Для того чтобы можно было сравнить полученные данные с результатами других авторов, в табл. 2 даны расчеты

на сырую и сухую массу листьев, пределы колебаний (за вегетацию) содержания сухого вещества и удельного веса листьев изученных растений. Как видно из табл. 2, при расчете на сухую массу листьев большей величиной ассимиляции углекислоты отличаются *Claytonia asarifolia* и остальные три летнезеленые травянистые многолетника (*Oxyria digyna*, *Solidago lapponica*, *Cicerbita alpina*). Оба полукустарничка (*Orthilia secunda*, *Pyrola media*) и в этом случае имеют более низкий фотосинтез. При расчете на сырую массу листьев различия между растениями менее значительны. Содержание сухого вещества и удельный вес листьев в течение вегетации изменяются (в зависимости от жизненной формы, светолюбия растений и возраста листьев). Удельный вес листьев оказался наиболее высоким у *Oxyria digyna* — наиболее светолюбивого из исследованных видов, по ареалу относящегося к аркто-альпийцам. Это соответствует имеющимся в литературе данным о более высоком значении данного показателя у светолюбивых растений (Кашкарова, 1978; Porpiglia, Barden, 1980).

ТАБЛИЦА 2

Характеристика фотосинтеза и ассимилирующих органов растений Хибин (средние величины)

Вид	Наблюдаемый фотосинтез при 40—45 клк, мг $CO_2 \cdot ч^{-1}$ на			Содержание сухого вещества в листьях, %	Сырая масса листа, $г \cdot дм^{-2}$
	$дм^2$	г			
		сырой массы	сухой массы		
Oxyria digyna	7.0	2.1	19.6	10—12	3.5
Orthilia secunda	2.4	1.9	5.3	30—35	1.5
Pyrola media	4.5	1.5	7.0	18—25	2.5
Solidago lapponica	5.0	3.6	19.3	15—20	1.5
Cicerbita alpina	3.4	3.1	18.6	15—20	1.5
Claytonia asarifolia	4.4	2.6	26.0	8—10	1.5

Таким образом, сравнительный анализ фотосинтетической деятельности растений в зависимости от основных факторов среды позволяет выявить возможные пределы осуществления углекислотного газообмена, который в конечном счете определяет процесс адаптации растений к конкретным эколого-географическим условиям.

ЛИТЕРАТУРА

Васьковский М. Д. Сравнение теплоустойчивости фотосинтеза растений некоторых арктических и бореальных видов. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 9, с. 1215—1220. — *Заленский О. В.* Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза и проблема его взаимоотношения с дыханием: Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. Л., 1982. 48 с. — *Зуева Г. А.*, *Лукьянова Л. М.* Особенности развития ассимилирующих органов у кляйтонии копытнелистной и их способность к фотосинтезу. — В кн.: Биологические проблемы Севера. — Тез. VIII симп. Апатиты: Кольский фил. АН СССР, 1979, с. 108—109. — *Кашкарова В. П.* Удельная поверхностная плотность листьев и возможности ее использования для характеристики светолюбия растений. — В кн.: Биогеофизические и математические методы исследования геосистем. М.: Наука, 1978, с. 121—133. — *Локтева Т. Н.*, *Лукьянова Л. М.* Исследования CO_2-газообмена растений Хибин. — В кн.: Развитие ботанических исследований на Кольском Севере. Апатиты: Кольский фил. АН СССР, 1981, с. 111—120. — *Лукьянова Л. М.* Сезонные изменения световых кривых фотосинтеза травянистых растений лесного пояса Хибин. — Тез. Всес. совещ. Иркутск: СО АН СССР, 1982, с. 48—49. — *Лукьянова Л. М.*, *Булычева Т. М.* О световых кривых фотосинтеза травянистых растений лесного пояса Хибин. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 11, с. 1556—1561. — *Лукьянова Л. М.*, *Корнюшенко Г. А.*, *Локтева Т. Н.*, *Булычева Т. М.* Особенности CO_2-газообмена и пигментного аппарата кляйтонии копытнелистной, натурализовавшейся в Хибинах. — В кн.: Биологические проблемы Севера. — Тез. X симп. Магадан: ДВНЦ АН СССР, 1983, с. 120—121. — *Медведев П. М.* Роль тепла и влаги для жизни растений в трудных климатических условиях (на примере Хибинских гор). М.; Л.: Наука, 1964. 103 с. — *Мишкин Б. А.* Флора Хибинских гор, ее анализ и история. М.; Л.: Изд.-во АН СССР, 1953. 112 с. — *Раменская М. Л.* Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л.: Наука, 1983. 214 с. — *Старостина К. Ф.* Особенности фотосинтеза бореальных кустарничков и трав в ельнике кислично-щитовниковом. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 6, с. 770—778. — *Korner C.* CO_2-exchange in the alpine sedge *Carex curvula* as influenced by canopy structure, light and temperature. — Oecologia, 1982, vol. 53, N 1, p. 98—104. — *Lange O. L.* Die funktionellen Anpassungen der

Flechten an die öcologischen Bedingungen arider Gebiete. — Ber. Dtsch. Bot. Ges., 1969, Bd 82, Hf 1/2, S. 3—22. — *Pisek A., Larcher W., Vegis A., Napp-Zinn K.* Temperature curves for net photosynthesis. — In: Temperature and life. Berlin etc.: Springer, 1973, p. 104—127. — *Porpiglia P. J., Barden J. A.* Seasonal trends in net photosynthetic potential, dark respiration and specific leaf weight of apple leaves as affected by canopy positions. — J. Amer. Soc. Hort. Sci., 1980, vol. 105, N 6, p. 920—923. — *Tieszen L. L.* Photosynthesis in the principal Barrow, Alaska, species: a summary of field and laboratory responses. — In: Vegetation and production ecology of an Alaskan Arctic tundra. N. Y. etc.: Springer, 1978, p. 241—268.

Полярно-Альпийский ботанический сад-институт,
Кировск.

Получено 27 III 1984.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.5/79

А. Л. Тахтаджян

ТРИ НОВЫХ СЕМЕЙСТВА ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

A. L. TAKHTAJAN. THREE NEW FAMILIES OF FLOWERING PLANTS

1. **Berberidopsidaceae, fam. et stat. nov. (fam. Flacourtiaceae tribus Berberidopsideae Veldkamp 1984, Blumea 30 : 24).** Typus: Berberidopsis Hook. f. 1862.

Монотипный чилийский род *Berberidopsis* вместе с очень близким к нему двухвидовым восточно-австралийским родом *Streptothamnus* F. Muell. столь сильно отличаются от всех остальных *Flacourtiaceae*, что заслуживают выделения в отдельное самостоятельное семейство. Важнейшими признаками, отличающими *Berberidopsidaceae* от *Flacourtiaceae*, являются значительно более примитивное строение древесины (сосуды почти исключительно одиночные, перфорация лестничная, волокнистые элементы не перегородчатые, с явственно окаймленными порами), энциклоцитные (циклоцитные) и бициклические устьица (Baas, 1984), трехбороздные пыльцевые зерна и семена с крошечным зародышем и обильным эндоспермом (Heel, 1984). По анатомии семян *Berberidopsis* и *Streptothamnus* напоминают *Dilleniaceae* (Heel, 1984 : 34).

J. Veldkamp (1984) переносит *Streptothamnus beckleri* F. Muell. в род *Berberidopsis*, что находит некоторое подтверждение в анатомии вегетативных органов (Baas, 1984), а также в строении оболочки пыльцевых зерен и анатомии семян (Heel, 1984). Но хотя *Streptothamnus beckleri* гораздо ближе к *Berberidopsis*, чем к *S. moorei* F. Muell., он все же настолько сильно отличается от чилийского *B. corallina*, что их объединение в один род представляется мне сомнительным. Достаточно сказать, что в отличие от *B. corallina* у *Streptothamnus beckleri* цветки одиночные и пазушные, орнаментация пыльцевых зерен струйчатая, плацент 5, мезотеста без каменистых клеток, черешки у основания без подушковидного утолщения, листья на стерильных и цветущих побегах разные, листовая пластинка с нижней стороны с рассеянными железистыми точками. Вероятно, было бы целесообразно выделить *S. beckleri* в отдельный третий род сем. *Berberidopsidaceae*, но, не имея в руках достаточного материала, я не решаюсь это сделать.

2. **Aphloiaceae, fam. nov. (Neumanniacèes Van Tieghem 1899, J. de Bot. 13 : 361, nom. inval.).** Frutices vel arbusculae. Folia alterna, simplicia, plus minusve dentato-serrata, pinnatinervia; stipulae minutae, caducissimae. Stomata anisocytica. Vasa fere semper solitaria, elementa vasorum plerumque longissima, scalariformia. Radii lignosi heterocellulares (Heterogenous Type I, Kribs 1935). Parenchyma ligni vasicentricum et apotracheale diffusum. Tracheidae fibrosae septatae. Flores axillares, fasciculati vel solitarii, bisexuales, regulares, bracteati et bracteolati. Receptaculum concaviusculum. Sepala 4—6, persistentia, libera, imbricata, paenintima petaloidea. Petala nulla. Stamina numerosissima, in quinque greges episepalos dispositos, toro affixa; antherae dorsifixae, introrsae, loculi longitudinaliter dehiscentes. Grana pollinis tricolporata, tectato-perforata, striata. Gynoeceum monocarpellare (potissimum deuteromonomerum), carpellum sessile vel interdum breviter stipitatum, paulo excentricum; placenta sola, submarginalis. Stigma sessile vel subsessile, magnum, fere peltatum, medio sulco longitudinali cinctum, intrinsecus paulo emarginatum, extrinsecus dilatatum.

Ovula pauca, campylotropa, bitegmica, crassinucellata. Fructus baccatus, albus. Semina subcompressa, incurvata, testa crustacea, endospermium carnosum, oleosum, parcum, embryo valde curvatus, hippocrepicus, endospermium cingens, cotyledones planae, accumbentes, elongatae.

Typus: *Aphloia* DC. 1824 (=*Neumannia* A. Richard, 1845).

Род *Aphloia* (4—6 видов в горах тропической Восточной Африки, Южной Африке, на Мадагаскаре и на Коморских, Сейшельских и Маскаренских островах) обычно включается в сем. *Flacourtiaceae*, но от всех *Flacourtiaceae* он отличается мономерным гинецеем и семенами с подковообразно согнутым зародышем, а от большинства *Flacourtiaceae* — также безлепестными цветками. Кроме того, по анатомии древесины *Aphloia* заметно отличается от *Flacourtiaceae* и поэтому R. Miller (1975) в своей работе о систематической анатомии ксилемы флакуртиевых включает его в список «Anomalous Genera». По данным Miller, строение древесины *Aphloia* очень примитивно: очень длинные или даже исключительно длинные членики сосудов с лестничной перфорацией с более 15 перекладинами, смешанно-гетероцеллюлярные древесинные лучи с длинными окончаниями, волокнистые элементы с окаймленными порами. В этом отношении *Aphloia* сходна с родами *Berberidopsis* и *Streptothamnus* (Miller, 1975 : 90).

Основываясь на детальном исследовании нескольких видов *Aphloia* (*Neumannia*), Van Tieghem (1899) установил новое семейство Neumanniacées, которому он, к сожалению, не дал латинского названия. Семейство это никем не признавалось, пока Airy Shaw (Willis, 1973 : 792) не упомянул его условно («Perhaps some justification for maintaining the fam. distinct»), дав ему латинское название *Neumanniaceae*. Таким образом, семейство это до сих пор не было опубликовано с соблюдением правил Международного кодекса ботанической номенклатуры.

Сем. *Aphloiaceae* настолько своеобразно, что нет уверенности в его тесной близости к *Flacourtiaceae*. Сам Van Tieghem (1899, 1906) включал его в свой «alliance» *Malvales*, где он ставил его рядом с *Dilleniaceae*. Скорее всего, сем. *Aphloiaceae*, подобно сем. *Berberidopsidaceae*, занимает до некоторой степени промежуточное положение между *Dilleniaceae* и *Flacourtiaceae*, но, возможно, стоит ближе к последнему. H. Hallier (1912) сближал *Neumannia* с *Crossosoma* и включал оба рода в сем. *Rosaceae*, но с этим трудно согласиться. Род *Aphloia*, безусловно, нуждается во всестороннем исследовании.

3. **Physenaceae, fam. nov.** Frutices vel arbusculae glaberrimi. Folia alterna, cum petiolo brevi articulata, estipulata, integerrima, nitida, coriacea, venulosa. Flores unisexuales, dioeci, minuti, bracteolati. Sepala 5—9 imbricata, viridia, persistentia, petala nulla. Flores masculini: stamina 8—18, toro angustissimo inserta, antherae lineares, sepalis multo longiores basifixae; grana pollinis tricolpata, tectata, ornamentatione aculeata, membrana colpi granulata. Flores feminei: ovarium superum, uniloculare, in stylos 2 elongatos et papillosos productum; ovula 4, campylotropa, bitegmica, placentis 2 parietalibus affixa. Fructus siccus, indehiscens, unilocularis, monospermus, inflatus, pericarpio tenui et fragili. Semen basi fere loculi insertum exalbuminosum; embryo crassus, cotyledones valde inequales, alia crassissima, alia multo minor vel nulla; radicula punctiformi. Familie affinitas dubia est. Ut videtur Sapindaceis affinis (vide R. Capuron, Adansonia, sér. 2, 8, (3) : 355—357, 1968).

Typus: *Physena* Noronha ex Thouars 1806.

Эндемичный для Мадагаскарской флористической области род *Physena* долгое время не находил места в системе; как S. Endlicher (1841), так и J. Lindley (1853) оставляли его в списке родов incertae sedis. Но уже L.-R. Tulasne (1857), а затем G. Bentham и J. Hooker (1862), H. Baillon (1882), H. Harms (1893), а позднее J. Hutchinson (1967) *Physena* включали в сем. *Passifloraceae*. В системе Hallier (1908, 1912, 1923) *Physena* перенесено — в *Capparaceae*, что принимают также F. Pax и K. Hoffman (1936) и Airy Shaw (Willis, 1973). Наконец, O. Warburg (1894), а позднее Perrier de la Bathie (1946) предпочли перенести этот род в сем. *Flacourtiaceae*.

По совокупности своих признаков *Physena* достаточно хорошо отличается от *Passifloraceae*, *Capparaceae* и *Flacourtiaceae*. Ни в одном из этих трех семейств, так же как в любом другом семействе, не встречается такое сочетание при-

знаков, как безлепестные, двудомные цветки, длинные линейные пыльники, трехбороздные пыльцевые зерна с зернистой пленкой борозды, сухие нераскрывающиеся односемянные плоды, семена без эндосперма и без ариллуса, зародыш с двумя резко неодинаковыми семядолями (одна семядоля толстая, хорошо развита, другая значительно меньше, недоразвитая или даже почти отсутствует), а черешок с сочленением, поэтому есть все основания для выделения *Physena* в отдельное самостоятельное сем. *Physenaceae*.

Положение *Physenaceae* в системе двудольных не вполне ясно. Harms (1893) указывал на сходство *Physena* с *Asteropeia* в анатомии вегетативных органов, a G. Erdtman (1952) отмечает некоторое палинологическое сходство между этими двумя родами. Но, как указывает Hallier (1923 : 32), по строению цветка и плода (а я прибавляю также: по строению семени) *Physena* достаточно резко отличается от *Asteropeia*. R. Capuron (1968), с другой стороны, сближает *Physena* с *Sapindaceae*, что имеет под собой больше оснований.

ЛИТЕРАТУРА

Baas P. Vegetative anatomy and taxonomy of *Berberidopsis* and *Streptothamnus* (*Flacourtiaceae*). — Blumea, 1984, N 30, p. 39—44. — *Baillon H.* Histoire des plantes. LXX. Passifloracées. Paris, 1882, vol. 8, p. 469—492. — *Bentham G., J. D. Hooker.* Genera plantarum. London, 1862, vol. I, part 1. 454 p. — *Capuron R.* Sur le genre *Physena* Noronh. ex Thouars.— Adansonia, sér. 2, 1968, vol. 8, N 3, p. 355—357. — *Endlicher S.* Enchiridion botanicum. Lipsiae; Viennae, 1841. 763 p. — *Erdtman G.* Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Stockholm: Almquist and Wiksell, 1952. 539 p. — *Hallier H.* Über *Juliania*, eine Terebinthaceen-Gattung mit Cupula, und die wahren Stammeltern der Kätzchenblütler. Neue Beiträge zur Stammesgeschichte nebst einer Übersicht über das natürliche System der Dicotyledonen. Dresden: C. Heinrich, 1908. 210 S. — *Hallier H.* L'origine et le système phylétique des Angiosperms exposés à l'aide de leur arbre généalogique. — Arch. Néerl. Sci. Exact. Nat., Ser. 3, 1912, N 1, p. 146—234. — *Hallier H.* Beiträge zur Kenntnis der *Linaceae*. — Beih. Bot. Centralbl., 1923, Bd 39, N 2, S. 1—178. — *Harms H.* Über die Verwertung des anatomischen Baues für die Umgrenzung und Einteilung der *Passifloraceae*. — Bot. Jahrb., 1893, Bd 15, S. 548—633. — *Heel W. A., van.* Flowers and fruits in *Flacourtiaceae*. V. The seed anatomy and pollen morphology of *Berberidopsis* and *Streptothamnus*. — Blumea, 1984, N 30, p. 31—37. — *Hutchinson J.* The genera of flowering plants. Vol. 2. Dicotyledones. Oxford, 1967. 659 p. — *Lindley J.* The vegetable kingdom. London, 1853. 908 p. — *Miller R. B.* Systematic anatomy of the xylem and comments on the relationships of *Flacourtiaceae*. — J. Arnold Arbor., 1975, N 56, p. 20—102. — *Pax F., Hoffman K. Capparidaceae.* In: Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig: Engelmann, 1936, Abt. 17b, S. 146—223.— *Perrier de la Bathie H.* Flacourtiacées. — In: Flore de Madagascar et de Comores. 140. Tananarive, 1946. 131 p. — *Tulasne L.-R.* Florae Madagascariensis fragmenta scripsit collectave digessit. — Ann. Sci. Natur., Sér. 4, 1857, vol. 8, p. 44—163. — *Van Tieghem P.* Sur le genre *Neumannia* considéra comme type d'une famille nouvelle les Neumanniacées. — J. de Bot., 1899, vol. 13, p. 361—367. — *Van Tieghem P.* Eléménts de botanique. I—II. 4-me ed. Paris, 1906. 619 p. — *Veldkamp J. F. Berberidopsis* (*Flacourtiaceae*) in Australia. — Blumea, 1984, N 30, p. 21—29. — *Warburg O. Flacourtiaceae.* — In: Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig: Engelmann, 1894, Teil III, Abt. 6a, S. 1—56. — *Willis J.* A dictionary of the flowering plants and ferns. Cambridge: Univ. Press, 1973. 1245 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 15 VIII 1985.

УДК 582.579.2

Бот. журн., т. 70, № 12

П. Халкузиев

НОВЫЙ ВИД РОДА *JUNO* (*IRIDACEAE*) ИЗ СЕВЕРНОГО ПАМИРО-АЛАЯ

P. KHALKUZIEV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *JUNO* (*IRIDACEAE*) FROM NORTHERN PAMIRO-ALAI

Описывается новый для науки вид *Juno linifoliiformis* из Северного Памиро-Алая.

Juno linifoliiformis Chalkuziev sp. nov. — Planta perennis. Radices subincrassatae, breves, fusiformes. Bulbus 1—1.5 cm crassus, tunicis externis coriaceis, Caules solitarii, 6—10 cm alti (floribus exceptis), tenues, foliis subremotis, inter-

nodiis subinconspicuis. Folia basi in vaginam connata, falcata, ad apicem sensim angustata, haud marginata, levia, inferiora 6—8 mm lata, superiora 3—4 mm lata. Flores 1—2, pallide flavi. Perianthii tubus 3—4 cm longus, vix cyaneo-violaceus, segmentis exterioribus 3—3.5 cm longis, ungue marginibus subparallelis, ca 5 mm lato, in laminam oblongam pallide flavam obtusam vel subsinuatam 1—1.5 cm longam et 0.7—0.9 cm latam sensim dilatato, crista alba dissecta, interioribus 0.5—0.7 cm longis acutis trilobis, lobo medio lateralibus duplo-triplo longioribus. Stylus in ramos divisus, lobis acute triangularibus integerrimis 3 mm latis et 5—7 mm longis. Stigma oblongum. Floret V—VI.

Typus: Declive boreale jugi Turkestanici, ad trajectum Kumbel, 2600 m s. m., in glareoso-argillosis, 3 VI 1984, N 122, P. Chalkuziev, G. Schermatov, A. Machmedov, G. Gaffarov (TASCH).

Affinitas. A *J. linifolia* (Regel) Vved. cristis dissectis (nec integris), foliis angustis florem fere non superanfibus differt. A *J. tadshikorum* Vved. floribus pallide flavis sat parvis (nec cyaneo-violaceis magnis) et caulibus solitariis (nec congestis) distinguitur.

Многолетник. Корни слабоутолщенные, короткие, веретеновидные. Луковица 1—1.5 см толщ., наружные оболочки кожистые. Стебли одиночные, 6—10 см выс. (за исключением цветков), тонкие, со слаборасставленными листьями, междоузлия слабовыраженные. Листья при основании срощены во влагалище, серповидные, постепенно к верхушке суженные, по краю без окаймления, гладкие, нижние 6—8 мм шир., верхние 3—4 мм шир. Цветки по 1—2, бледно-желтые. Трубка околоцветника 3—4 см дл., с сине-фиолетовым оттенком, наружные листочки околоцветника 3—3.5 см дл.; ноготок с почти параллельными краями, около 5 мм шир., постепенно расширяющийся в тупую или слабовыемчатую, продолговатую, бледно-желтую пластинку 1—1.5 см дл. и 0.7—0.9 см шир. Гребень белый, рассеченный. Внутренние листочки околоцветника 0.5—0.7 см дл., острые, трехлопастные, средняя лопасть в 2—3 раза длиннее боковых. Лопасти ветвей столбика остротреугольные, цельнокрайные, 3 мм шир., 5—7 мм дл. Рыльце продолговатое. Цветет V—VI.

Тип: Северный склон Туркестанского хребта, перевал Кумбель, 2600 м над ур. м., галечниково-мелкоземистая почва, 3 VI 1984, № 122, П. Халкузиев, Г. Шерматов, А. Махмедов, Г. Гаффаров (TASCH).

Паратипы: Северный склон Туркестанского хребта, верховья Санзара, заповедник Гуралаш-сай, северные склоны, покрытые арчевниками, против верхнего Кардона, 2250—2300 м над ур. м., 2 VI 1937, № 194, Е. Е. Короткова и А. П. Васильковская (TASCH); Туркестанский хребет, бассейн р. Гуралаш, Кальта-сай, арчевники, 31 V 1935, № 235, 236, Б. Закржевский (TAK); Туркестанский хребет, окрестность метеостанции Тамынген, Ю.-В. склон гор, альпийская лужайка, 3180 м над ур. м., 8—14 V 1939, № 26, 82, М. Арифханова (TAK); в арчевом лесу в ущелье выше Басманды, 14 V 1919, Балабаев (TAK); северные отроги Туркестанского хребта, правый склон Куль-сая, в среднем его течении, темно-коричневые почвы, 2250—2450 м над ур. м., 24 VI 1961, Гордова (TAK); Ошская обл., Ляйлякский р-н, урочище Тюя-джайлау, 29 V 1954, Александрова (TAK); Ферганская обл., Ошский уезд, по берегу р. Акбур до Чатырташа, у летней стоянки аула, 14 V 1913, № 61, О. Кнорринг (LE); Ферганская обл., Ошский уезд, у подножия перевала Турь-улгань, верховья р. Талдык, 2 VI 1913, № 426, она же (LE); Ферганская обл., Ошский уезд, перевал Шготь и урочище Шготь, субальпийская зона, 5 VI 1913, № 480а, 481, она же (LE); Алайский хребет, Лангарь (Уч-Курганский), 28 VI 1904, Б. А. Федченко (LE); Ферганская обл., Маргеланский уезд, южный склон хребта к С.-З. от перевала Шивали, между редкими деревьями арчи, 24 V 1913, № 727, Н. А. Десятова (LE); Ферганская обл., Маргеланский уезд, северный склон хребта у перевала Шивали, задернованная лужайка, 25 V 1913, № 1819, она же (LE); Ферганская обл., Маргеланский уезд, овраг Калкаман (к северу от урочища Тамаша), каменистый склон, среди арчевой заросли, 29 V 1913, № 1889, она же (LE); Ферганская обл., Скобелевский уезд, перевал Шивали, мягкая луговая почва, 25 VI 1913, № 499, Г. И. Доленко (LE); Ферганская обл., Кокандский уезд, перевал Андыгень (Ать-джайлау), 3 VI 1913, № 774, З. А. Минквиц (LE); Ошская обл., Фрунзенский р-н, урочище Кичик за Шахимарданом,

склон западный (по ущелью), альпийский луг с арчей, 2800—2900 м над ур. м., цветки желтые, 9 VI 1960, Судницина (LE); Таджикистан, северный склон Туркестанского хребта, ущелье Кусавли-сай, восточный склон, типчаковый арчевник, 2500 м над ур. м., 20 V 1958, № 953, А. Коннов (LE).

Р о д с т в о. От *J. linifolia* (Regel) Vved. отличается рассеченными (а не цельными) гребнями, почти не превышающими цветка узкими листьями. От *J. tadshikorum* Vved. отличается бледно-желтыми (а не сине-фиолетовыми), сравнительно мелкими (а не крупными) цветками и одиночными (а не скученными) стеблями.

Сырдарьинский государственный
педагогический институт.

Получено 29 I 1985.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 005:576.16(470.40/.43)

В. Г. Папченков

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ ДЛЯ АВТОНОМНЫХ РЕСПУБЛИК СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

V. G. PAPCHENKOV. NEW AND RARE PLANT SPECIES FROM AUTONOMOUS REPUBLICS OF MIDDLE POVOLZHJE

Приводятся 5 новых видов растений для Татарской АССР, 4 — для Чувашской АССР и 2 — для Марийской АССР. Для 4 редких в Среднем Поволжье видов указываются новые местонахождения.

Флористические исследования, проводимые автором с 1972 г. в Среднем Поволжье, позволили обнаружить ряд ранее не отмеченных для Татарской, Чувашской и Марийской АССР видов растений и выявить новые местонахождения некоторых редких видов.

Приводимые ниже виды расположены в алфавитном порядке. Номенклатура сосудистых растений дана по С. К. Черепанову (1981).

Equisetum ramosissimum Desf. — Редкий в Среднем Поволжье вид. Собран 15 VIII 1979 в Зеленодольском р-не Татарской АССР в дубняке на острове в Свияжском отроге Куйбышевского водохранилища. Ранее в Татарии хвощ ветвистый был известен лишь из Мензелинского р-на (песчаный склон у дер. Игим, 28 VI 1968, Р. Г. Иванова).

Juncus tenageia Ehrh. ex L. fil. — Собран 22 IX 1978 на песчано-илистой отмели р. Люли в Алатырском р-не Чувашской АССР. Для Чувашии отмечается впервые. Ближайшие местонахождения ситника мелководного известны из Татарской АССР (г. Казань) и Удмуртской АССР (Ильминских, Шадрин, 1982).

Leersia oryzoides (L.) Sw. — Во флористической литературе, касающейся областей и автономных республик Среднего Поволжья, данный вид отмечается как весьма редкий, известный по единичным находкам («Определитель. . .», 1979; Плаксина, 1980; Раков, Пчелкин, 1980; Васильева, Абрамов, 1981; «Определитель. . .», 1984, и др.). Наши исследования показали, что леерсия рисовидная довольно обычный, хотя и не обильный вид на малых и средних реках изучаемой территории. Мы отмечали этот вид на реках Малой Кокшаге в Марийской АССР, Казанке, Тойме, Шешме, Большом и Малом Черемшанах в Татарской АССР, Барыше в Ульяновской обл., Соке в Куйбышевской обл., а также в северо-западной части Оренбургской обл. на р. Токе.

Melilotus wolgicus Poir. — Собран 27 VI 1977 г. в Казани на ж.-д. насыпи у оз. Средний Кабан. Для Татарии отмечается впервые.

Nuphar pumila (Timm) DC. — Редкий, спорадически встречающийся по всему Среднему Поволжью вид. Нами собран 20 VIII 1972 на р. Большой Кокшаге у пос. Маркитант Марийской АССР и 20 IX 1978 в оз. Блахна в Порецком р-не Чувашской АССР. Для Чувашии отмечается впервые.

Potamogeton acutifolius Link. — Собран 9 IX 1973 на р. Большом Черемшане у с. Бурметьево Татарской АССР. Редкий в Татарии вид, известный по местонахождению на р. Волге в Тетюшском р-не («Определитель. . .», 1979).

P. nodosus Poir. — Обычен на реках лесостепного и степного Заволжья: Токе, Малом Уране, Бузулуке, Сороке, Сорочке (северо-запад Оренбургской обл.), Самаре, Большом и Малом Кинелях, Кутулуке, Боровке, Соке (Куйбышевская обл.), Большом Черемшане (Ульяновская обл. и Татарская АССР),

Кондурче (Татарская АССР). Собран также на р. Илети в Марийской АССР (9 IX 1974). Для Марийской АССР отмечается впервые.

Riccia fluitans L. — В незначительном количестве отмечен 3 X 1977 в Килемарском р-не Марийской АССР на р. Рутке в сообществе *Sparganium emersum* Rehm. Для Марийской АССР приводится впервые.

Sagina nodosa (L.) Fenzl. — Собран 5 X 1979 на песчаной отмели р. Илети в Татарской АССР. Для Татарии отмечается впервые.

Scirpus radicans Schkuhr. — Редкий в Среднем Поволжье вид (Куданова, 1965; Егорова, 1976; «Определитель. . .», 1979; «Определитель». . ., 1984). Нами собран 23 VI 1984 в Комсомольском р-не Чувашской АССР в старой мелиоративной канаве в пойме р. Кубни.

Scutellaria dubia Taliev et Širj. — Собран 4 VII 1978 в Зеленодольском р-не Татарской АССР на сыром лугу острова в Свияжском отроге Куйбышевского водохранилища. Для Татарии отмечается впервые.

Trapa cruciata (Glück) V. Vassil. — Собран 27 IX 1978 в Красночетайском р-не Чувашской АССР в оз. Быстрон. Данный вид для Чувашии ранее не приводился.

Typha laxmannii Lepech. — Новый для Татарии вид. Нами собран 26 VIII 1980 в черте г. Казани на сыром берегу оз. Средний Кабан. Ближайшее местонахождение данного вида — р. Уса в Куйбышевской обл. (Леонова, 1979).

Wolffia arrhiza (L.) Horkel ex Wimm. — Обнаружен 18 VI 1981 в заливе р. Волги у пос. Мирного в черте г. Казани, где был в массе развит в сообществе *Typha angustifolia* L. Это наиболее далеко продвинутое на север местонахождение вольфии бескорневой по сравнению с ранее известным из окрестностей г. Куйбышева (Иконников, 1979).

Zannichellia palustris L. — Собран 25 VIII 1974 в небольшом заливчике р. Камы у г. Брежнева (б. Набережные Челны) Татарской АССР. Для Татарии отмечается впервые.

ЛИТЕРАТУРА

Васильева Л. Н., Абрамов Н. В. Материалы к флоре Марийской АССР. — В кн.: Флора Марийской АССР и вопросы ее охраны. Йошкар-Ола, Изд-во Марийск. гос. ун-та, 1981, с. 22—24. — *Егорова Т. В.* Сем. *Cyperaceae* Juss. — Осоковые. — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 2. Л.: Наука, 1976, с. 83—219. — *Иконников С. С.* Сем. *Lemnaceae* S. F. Gray — Рясковые. — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 4. Л.: Наука, 1979, с. 317—321. — *Ильминских Н. Г., Шадрин В. А.* О некоторых редких и новых растениях во флоре Волжско-Камского края. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 10, с. 1426—1428. — *Куданова З. М.* Определитель высших растений Чувашской АССР. Чебоксары: Чуваш. кн. изд-во, 1965. 345 с. — *Леонова Т. Г.* Сем. *Typhaceae* Juss. — Рогозовые. — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 4. Л.: Наука, 1979, с. 326—330. — *Определитель* растений Среднего Поволжья. Л.: Наука, 1984. 392 с. — *Определитель* растений Татарской АССР. Изд-во Каз. ун-та, 1979. 371 с. — *Плаксина Т. И.* Новые виды для флоры Куйбышевской области. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 3, с. 422—424. — *Раков Н. С., Пчелкин Ю. А.* Флористические находки в Ульяновской области. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 5, с. 711—713.— *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Всесоюзный научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства и звероводства, Волжско-Камское отделение, Казань.

Получено 21 II 1985.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 511 : 576.312.32/.38 (479)

Р. И. Гагнидзе, Ц. Н. Гвиниашвили, М. Г. Патараиа, Л. Д. Джинджолиа

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВЫСОКОГОРНЫХ ВИДОВ БОЛЬШОГО КАВКАЗА

R. I. GAGNIDZE, Ts. N. GVINIASCHVILI, M. G. PATARAIA, L. D. DZINDZOLIA. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME HIGH-ELEVATION SPECIES FROM THE BIG CAUCASUS

Apiaceae

* *Heracleum aconitifolium* Woronow, **2n=22**. Абхазия, Авадхара, 1800 м над ур. м., Гагнидзе, Чхеидзе, Чухрукидзе, 1974 г., № 180, 519.[1]

H. asperum (Hoffm.) Bieb., **2n=22**. Северная часть Центрального Кавказа, Мтиулетия, Казбеги, Гергети, Гагнидзе, Чхеидзе, 1974 г., № 632.

* *H. freynianum* Somm. et Levier, **2n=22**. Северная часть Центрального Кавказа, Балкария, ущелье р. Адыл-су, 2600 м над ур. м., Гагнидзе, Чхеидзе, 1974 г., № 182.

Asteraceae

Anthemis sosnovskyana Fed., **2n=18**. Абхазия, гора Шха-Башха, 1900 м над ур. м., Гагнидзе, Челидзе, Шетекаури, 1980 г., № 913.

Centaurea cheiranthifolia Willd., **2n=18**. Абхазия, Арабика, 2300 м над ур. м., Гагнидзе, Челидзе, Шетекаури, 1980 г., № 919.

* *Dolichorrhiza correvoniana* (Albov) Galushko, **2n=40**. Абхазия, Берчиль, 2200 м над ур. м., Гагнидзе, Гвиниашвили, Ликокели, Кикодзе, 1983 г., № 1055.

Jurinella subacaulis (Fisch. et Mey.) Iljin, **2n=36**. Юго-Осетия, Кельское нагорье, 2900 м над ур. м., Гагнидзе, Мцхветадзе, Челидзе, Шетекаури, Ликокели, 1982 г., № 991.

Pyrethrum macrophyllum (Waldst. et Kit.) Willd., **2n=18**. Сванетия, Ураши, 1600 м над ур. м., Гагнидзе, 1976 г., № 821.

Senecio pojarkovae Schischk., **2n=40**. Сванетия, бассейн р. Местиа-чала, 1600 м над ур. м., Гагнидзе, Чхеидзе, 1974 г., № 187.

Telekia speciosa (Schreb.) Baumg., **2n=20**. Сванетия, Ураши, 1600 м над ур. м., Гагнидзе, 1976 г., № 818, 819.

Boraginaceae

Symphytum asperum Lepech., **2n=32**. Сванетия, Ураши, 1400 м над ур. м., Гагнидзе, Гвиниашвили, Мукбаниани, 1976 г., № 823.

S. ibericum Stev., **2n=24**. Сванетия, Ураши, 1500 м над ур. м., Гвиниашвили, 1976 г., № 809.

Brassicaceae

Cardamine uliginosa Bieb., **2n=16**. Юго-Осетия, Эрмани, 2300 м над ур. м., Гагнидзе, Челидзе, Шетекаури, Ликокели, 1982 г., № 980.

[1] Звездочкой отмечены образцы, числа хромосом которых приводятся впервые. Все процитированные образцы хранятся в гербарии Института ботаники АН ГССР, Тбилиси (TBI).

Euphorbiaceae

Euphorbia oblongifolia C. Koch, **2n=16**. Сванетия, Твибери, 1800 м над ур. м., Чхеидзе, Челидзе, 1975 г., № 754.

Liliaceae

Paris incompleta Bieb., **2n=10**. Юго-Осетия, ущелье р. Ксани, Укана-мхаре, 1400 м над ур. м., Гагнидзе, Мосулишвили, Челидзе, Шетекаури, 1983 г., № 1036.

Polygonatum polyanthemum (Bieb.) A. Dietr., **2n=18**. Сванетия, Цана, 1750 м над ур. м., Челидзе, 1978 г., № 902.

Poaceae

Alopecurus dasyanthus Trautv., **2n=28**. Сванетия, бассейн р. Мулхура, плато Шерген, 3200 м над ур. м., Гагнидзе, Челидзе, 1975 г., № 739.

Colpodium colchicum (Albov) Woronow, **2n=28**. Юго-Осетия, Кельское нагорье, Гагнидзе, Челидзе, Мосулишвили, Циклаури, 1982 г., № 1001.

Ranunculaceae

Aconitum nasutum Fisch. ex Reichenb., **2n=32**. Сванетия, бассейн р. Местиачала, 2100 м над ур. м., Гагнидзе, Чхеидзе, 1974 г., № 181; Сев. Осетия, Цей, Гагнидзе, Чхеидзе, 1974 г., № 637.

A. orientale Mill., **2n=16**. Абхазия, Берчиль, 1900 м над ур. м., Гвиниашвили, Чурадзе, Патараиа, 1983 г., № 1063.

Институт ботаники АН ГССР,
Тбилисский государственный университет.

Получено 8 IV 1985.

УДК 576.316.7 : 582.4/9(479)+(575)

Бот. журн., т. 70, № 12

О. И. Захарьева

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ КАВКАЗА И СРЕДНЕЙ АЗИИ

O. I. ZAKHARYEVA. CHROMOSOME NUMBERS OF SOME FLOWERING PLANTS FROM THE CAUCASUS AND MIDDLE ASIA

Apiaceae

Mandenovia komarovii (Manden.) Alava, **2n=22**. ГССР, Хевсуретия, бассейн р. Аргуни, окр. Шатили, Гагнидзе, 1983 г., кол. № 1799.[1]

Asteraceae

Lactuca takhtadzhianii Sosn. (=*Cephalorrhynchus takhtadzhianii* (Sosn.) Kirp.), **2n=18**. АрмССР, Далагез, 1982 г., кол. № 197-82.

Senecio lapsanoides DC., **2n=38**. ГССР, Хевсуретия, бассейн р. Аргуни, окр. крепости Муцо, Гагнидзе, 1983 г., кол. № 1869.

Campanulaceae

Campanula kantschavelii Zagareli, **2n=34**. ГССР, Кахети, Гагнидзе, 1975 г., кол. № 976.

---

[1] Здесь и далее приводятся номера образцов коллекции живых растений группы биосистематики Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР.

Caprifoliaceae

Sambucus tigranii Troitzky, 2n=38. АрмССР, окр. пос. Арзни, 1982 г., кол. № 194-82.

Caryophillaceae

Cerastium szowitsii Boiss., 2n=36. ГССР, Боржомское ущелье, окр. с. Даба, 1967 г., кол. № 446.

Dianthus baldshuanicus Lincz., 2n=60. ТаджССР, окр. Рогунской ГЭС, Вайнберг, 1978 г., кол. № 1870.

D. seravschanicus Schischk., 2n=30. ТаджССР, берег оз. Искандер-куль, Вайнберг, 1980 г., кол. № 1871.

Chenopodiaceae

Bassia hyssopifolia (Pall.) O. Kuntze, 2n=18. КазССР, Актюбинская обл., ст. Челкар, Сосков, 1971 г., кол. № 636.

Climacoptera sukaczevii Botsch., 2n=18. ТаджССР, 15 км севернее кишлака Айвадж, Кинзикаева, 1970 г., кол. № 606.

Halothamnus subaphyllus (C. A. Mey.) Botsch. (=*Aellenia subaphylla* (C. A. Mey.) Aell.), 2n=54. ТаджССР, Шаартуз, Айвадж, у кишлака Хошади, Кинзикаева, 1970 г., кол. № 616.

Salicornia europaea L., 2n=18. ТаджССР, предгорье Туркестанского хребта, ущелье Сель-Рохо, Кинзикаева, 1963 г., кол. № 101.

Salsola incanescens C. A. Mey., 2n=18. ТаджССР, правый берег р. Кафирниган, близ кишлака Айвадж, Кинзикаева, 1970 г., кол. № 612.

S. paulsenii Litv., 2n=36. ТаджССР, правый берег р. Кафирниган, близ кишлака Айвадж, Кинзикаева, 1970 г., кол. № 609.

S. soda L., 2n=18. КазССР Актюбинская обл., ст. Челкар, Сосков, 1972 г., кол. № 771.

Fabaceae

Astragalus pseudoutriger Grossh., 2n=16. ГССР, Кахетия, Вашлаванский заповедник, Капанадзе, Чурадзе, 1984 г., кол. № 1817.

A. tschimganicus M. Pop., 2n=16. УзССР, Западный Тянь-Шань, 1800 м над ур. м., гора Большой Чимган, Камелин, 1972 г., кол. № 759.

Onobrychis kemulariae Chinth., 2n=28. ГССР, Имеретинский хребет, перевал Цхра-Цхаро, 1967 г., кол. № 487.

Fumariaceae

Corydalis darwasica Regel ex Korsh., 2n=16. ТаджССР, Кулябская обл., окр. пос. Ховалинг, Захарьева, 1983 г., кол. № 1735.

Iridaceae

Iridodictyum hyrcanum (Woronow ex Grossh.) Rodionenko, 2n=20. АзССР, Лерикский р-н, обочина шоссе Лерик-Космольян, Захарьева, 1974 г., кол. № 892.

I. reticulatum (Bieb.) Rodionenko, 2n=20. АрмССР, Мегринский р-н, выше с. Невады, Мордак, 1980 г.

Iris falcifolia Bunge, 2n=18. ТССР, между ст. Малик и Кзыл-Тепе, Першин, 1972 г., кол. № 6343.

I. longiscapa Ledeb., 2n=18. ТССР, горы Кюрендаг, урочище Темень, Аверьянов, 1979 г., кол. № 1314.

I. lycotis Woronow, 2n=20. Нахичеванская АССР, окр. пос. Сираб, Захарьева, 1974 г., кол. № 857.

I. songarica Schrenk, 2n=18. ТССР, г. Керки, правый берег р. Амударья, Алексеева, 1983 г., кол. № 1428.

I. tenuifolia Pall., 2n=20. КазССР, Заилийский хребет, бассейн р. Дженишке, 2350 м над ур. м., Тимофеева, 1981 г., кол. № 1554.

Juno atropatana (Grossh.) er., 2n=18. Нахичеванская АССР, Ордубадский р-н, окр. пос. Парага, Захарьева, 1974 г., кол. № 866.

J. bucharica (M. Foster) Vved., 2n=22. ТаджССР, окр. пос. Файзабад, хр. Сурхо, окр. кишлака Кулябион, Захарьева, 1981 г., кол. № 1419.

J. nicolai Vved., 2n=20. ТаджССР, хр. Санглок, 2300 м над ур. м., Кочкарева, 1980 г., кол. № 1473.

J. zaprjagajevii N. Abramov, 2n=26. ТаджССР, Памир, Ишкашимский хребет, устье р. Биджандара, 2300 м над ур. м., Запрягаев, 1972 г., кол. № 751.

Liliaceae

Convallaria majalis L., 2n=38. Окр. Ставрополя, Липовая балка, Захарьева, 1972 г., кол. № 709.

Eremurus alberti Regel, 2n=14. ТаджССР, восточный склон хр. Хаджа-Казьян, подножие горы Кой-Пиёз-Тау, Захарьева, 1980 г., кол. № 1439.

E. brachystemon Vved., 2n=14. ТаджССР, Варзобское ущелье, устье р. Майхуры, Захарьева, 1981 г., кол. № 1549.

E. bucharicus Regel, 2n=14. ТаджССР, южный склон хр. Ходжа-Мумин, Кочкарева, 1980 г., кол. № 1469.

E. comosus O. Fedtsch., 2n=14+6B. ТаджССР, ущелье р. Варзоб, в 16 км к северу от Душанбе, Захарьева, 1980 г., кол. № 1411.

E. inderiensis (Stev.) Regel, 2n=14. ТССР, Бадхыз, берег оз. Еройландуз, Захаренко, 1984 г., кол. № 1806.

E. luteus Baker, 2n=14. ТССР, Бадхыз, сай Туранга, Гельдиханов, 1984 г., кол. № 1830.

E. olgae Regel, 2n=14. ТаджССР, бассейн р. Варзоб, ущелье р. Кондара, харьева, 1980 г., кол. № 1403.

E. spectabilis Bieb., 2n=14. Ставропольский край, Янкульская котловина, гора Шатыр-Курган, Танфильев, 1972 г., кол. № 764.

E. stenophyllus (Boiss. et Buhse) Baker, 2n=14. ТаджССР, Кулябская обл., окр. пос. Ховалинг, Захарьева, 1981 г., кол. № 1540.

Petilium eduardii (Regel) Vved., 2n=24. ТаджССР, Кулябская обл., окр. пос. Ховалинг, Захарьева, 1981 г., кол. № 1592.

Paeoniaceae

Paeonia tenuifolia L., 2n=10. Ставропольский край, Янкульская котловина Захарьева, 1972 г., кол. № 702.

Poaceae

Eremopyrum distans (C. Koch) Nevski, 2n=28. ТаджССР, Бешкентская долина, Захарьева, 1980 г., кол. № 1406.

Festuca valesiaca Gaudin, 2n=14. КиргССР, внутренний Тянь-Шань, Сон-Кульская котловина, 3020 м над ур. м., Цыканов, 1977 г., кол. № 1160.

Puccinellia hackeliana V. Krecz., 2n=28. КиргССР, внутренний Тянь-Шань, Сон-Кульская котловина, 3020 м над ур. м., Цыканов, 1977 г., кол. № 1162.

Ranunculaceae

Anemonoides blanda (Scott et Kotschy) Holub, 2n=16. Окр. Ставрополя, Липовая балка, Захарьева, 1972 г., кол. № 703.

Aquilegia vicaria Nevski, 2n=14. ТаджССР, долина р. Варзоб, Вайнберг, 1983 г., кол. № 1818.

Consolida divaricata (Ledeb.) Schröding., 2n=16. АрмССР, Ехегнадзор, Гагнидзе, 1973 г., кол. № 816.

Nigella bucharica Schipcz., 2n=14. ТаджССР, окр. г. Яван, Вайнберг, 1980 г., кол. № 1872.

N. integrifolia Regel, 2n=14. ТаджССР, подножие хр. Усман-Ходжа, Вайнберг, 1975 г., кол. № 1873.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 28 II 1985.

УДК 511.1 : 576.312.32/.38 : 582.998(571.1/.5)

А. А. Красников

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *ASTERACEAE* ИЗ СИБИРИ

A. A. KRASNIKOV. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME REPRESENTATIVES OF THE FAMILY *ASTERACEAE* FROM SIBERIA

Artemisia dracunculus L., **2n=18**. Алтай, Кош-Агачский р-н, долина р. Бар-Бургазы в среднем течении, Красников, Манеев, 1982 г., № 26.[1]

A. mongolica (Bess.) Fisch. ex Nakai, **2n=16**. Алтай, Кош-Агачский р-н, долина р. Бар-Бургазы в среднем течении, Красников, Манеев, 1982 г., № 38.

A. rupestris L., **2n=18**. Алтай, Кош-Агачский р-н, долина р. Буйлюгем в среднем течении, Красников, Манеев, 1982 г., № 46.

Aster alpinus L., **2n=18**. Алтай, Кош-Агачский р-н: долина р. Бар-Бургазы в среднем течении, Красников, Манеев, 1982 г., № 55; долина р. Юстыд в 3 км выше оз. Хиндиктиг-Холь, Красников, 1982 г., № 56. **2n=36**. Алтай, Кош-Агачский р-н, западный склон хр. Кожалю, Красников, 1981 г., № 112.

Cirsium esculentum (Siev.) C. A. Mey., **2n=34**. Алтай, Кош-Агачский р-н, окр. с. Кош-Агач, Красников, 1982 г., № 53; Тува, Монгун-Тайгинский р-н, долина р. Алты-Гимате в 2 км выше устья, Красников, Манеев, Шеин, 1980 г., № 105.

Crepis bungei Ledeb., **2n=8**. Алтай, Кош-Агачский р-н, долина р. Бар-Бургазы в среднем течении. Красников, Манеев, 1982 г., № 115.

C. crocea (Lam.) Babc., **2n=16**. Алтай, Кош-Агачский р-н, западный склон хр. Кожалю, Красников, Манеев, 1981 г., № 121.

C. multicaulis Ledeb., **2n=10**. Алтай, Кош-Агачский р-н: западный склон хр. Кожалю, Красников, Манеев, 1981 г., № 107; долина левого притока р. Текелю в среднем течении, Красников, Манеев, 1981 г., № 111; Тува, Монгун-Тайгинский р-н, долина р. Усту-Гимате, Красников, Манеев, 1980 г., № 109.

C. sibirica L., **2n=10**. Тува, Пий-Хемский р-н, окр. с. Аржан, долина р. Чинжаш, Ломоносова, Красников, 1979 г., № 225.

Scorzonera austriaca Willd., **2n=14**. Алтай, Кош-Агачский р-н, долина р. Юстыд в 3 км выше оз. Хиндиктиг-Холь, Красников, 1982 г., № 126.

S. radiata Fisch. ex Ledeb., **2n=14**. Алтай, Кош-Агачский р-н, долина р. Юстыд в 3 км выше оз. Хиндиктиг-Холь, Красников, 1982 г., № 127.

Senecio praticola Schischk. et Serg., **2n=48**. Алтай, Кош-Агачский р-н: долина р. Бар-Бургазы в среднем течении, Красников, Манеев, 1982 г., № 46; долина р. Юстыд в 3 км выше оз. Хиндиктиг-Холь, Красников, 1982 г., № 48; Тува, Монгун-Тайгинский р-н, долина р. Алты-Гимате в 2 км выше устья, Красников, Манеев, Шеин, 1980, № 50.

S. turczaninovii DC., **2n=48**. Алтай, Кош-Агачский р-н, долина р. Буйлюгем в среднем течении, Красников, Манеев, 1982 г., № 50.

Taraxacum bessarabicum (Hornem.) Hand.-Mazz., **2n=16**. Алтай, Кош-Агачский р-н: окр. с. Кош-Агач, Красников, 1982 г., № 52-3; окр. с. Курай, Красников, 1982 г., № 71-2; Красноярский край, Шарыповский р-н, окр. пос. Темра, Красникова, 1981 г., № 18; Тува, Каа-Хемский р-н, окр. с. Сарыг-Сеп, Кречетов, Мишиче а, 1979 г., № 509; Тандинский р-н, окр. дер. Сосновка, долина р. Хадын, Нейфельд, Мальцева, 1978 г., № 510.

T. glabrum DC., **2n=24**. Алтай, Кош-Агачский р-н: долина р. Буйлюгем в среднем течении, Красников, Манеев, 1982 г., № 39; долина р. Бугузун, западный склон хр. Кожалю, Красников, 1981 г., № 102; истоки р. Жумалы, хр. Сайлюгем, Ханминчун, Фризен, 1982 г., № 121; истоки р. Кызыл-Таш, Никифорова, 1981 г., № 120; истоки р. Текелю, Красников, Сидоренко, 1981 г., № 58; долина р. Юстыд в 3 км выше оз. Хиндиктиг-Холь, Красников, Манеев,

---

[1] Экземпляры хранятся в Центральном сибирском ботаническом саду СО АН СССР (NS).

1982 г., № 86; Алтай, Усть-Коксинский р-н, окр. с. Тюнгур, Красников, Жданова, 1983 г., № 85; Тува, Монгун-Тайгинский р-н: долина р. Джеты-тей, в среднем течении, Красников, Манеев, 1980 г., № 60; долина р. Усту-Гимате, Красников, Манеев, 1980 г., № 166; верховья р. Кара-Бельдыр, Ханминчун, Красникова, 1980 г., № 118; окр. оз. Хиндиктиг-Холь, Шауло, 1981 г., № 91.

T. lyratum (Ledeb.) DC., 2n=32. Алтай, Кош-Агачский р-н: долина р. Юстыд в 3 км выше оз. Хиндиктиг-Холь, Красников, 1982 г., № 60; верховье левого притока р. Текелю в среднем течении, Красников, 1981 г., № 70.

Центральный сибирский ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 8 IV 1985.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 581.9(47+57)

АФРИКАН НИКОЛАЕВИЧ КРИШТОФОВИЧ

(к 100-летию со дня рождения)

I. A. ILJINSKAJA. AFRICAN NICOLAEVICH KRYSHTOFOVICH (TOWARDS THE 100th BIRTHDAY)

9 XI 1985 г. исполнилось 100 лет со дня рождения Африкана Николаевича Криштофовича — члена-корреспондента Академии наук СССР, действительного члена Академии наук УССР, председателя Всесоюзного палеонтологического общества, члена президиума Всесоюзного ботанического и Всесоюзного географического обществ, вице-президента Международного палеонтологического союза, почетного члена геологических обществ Китая, Англии и Америки, создателя и главы советской палеоботанической школы. А. Н. принадлежит к блистательной плеяде энциклопедистов XX в. Его имя известно всем ботаникам, палеонтологам и геологам СССР, а также широко за его пределами. А. Н. скончался в расцвете творческих сил — 8 XI 1953 г. — накануне своего 68-летия.

Почти полвека А. Н. посвятил науке. Его научные интересы были чрезвычайно широки и разнообразны: систематика современных растений и геоботаника, флористика и почвоведение, география и лингвистика, геология и палеоботаника. Последняя — в полном объеме, так как он занимался растениями всех классов и эр, флорами всех возрастов и районов СССР и сопредельных стран, а в своих теоретических работах использовал палеоботанические данные в глобальном масштабе.

Печатное научное наследие А. Н. колоссально — оно насчитывает около 480 наименований. Список его работ по 1958 г. опубликован в 1959 г. в томе 1 его «Избранных трудов». Среди работ, опубликованных после 1958 г., 3 крупные палеоботанические монографии, написанные им совместно с Т. Н. Байковской; из них 2 вышли отдельными изданиями — в 1960 г. «Меловая флора Сахалина» и в 1965 г. «Сарматская флора Крынки», а третья — «Верхнемеловая флора Цагаяна в Амурской области» — опубликована в 1966 г. в томе 3 «Избранных трудов».

Жизнь и научная деятельность А. Н. освещены в 26 публикациях; среди них очерк об университетских годах, увлекательно написанный самим А. Н. Желающие подробно ознакомиться с жизненным путем А. Н. и его многогранной научной деятельностью найдут все данные в этих работах, список которых приведен в конце статьи. Мы же остановимся только на отдельных его работах в области палеоботаники. Чрезвычайное значение для нее имела профессиональная эрудированность А. Н. и в ботанике, и в геологии. Его ботанические работы общеизвестны, но лишь немногие ботаники знают, что значительное число гербарных экземпляров тропических растений Гербария Ботанического института АН СССР (БИН) определено А. Н., также мало известно среди ботаников, что А. Н. внес большой вклад в разработку стратиграфии мезозоя и кайнозоя Дальнего Востока, что его схемы остались незыблемыми при последующих значительно более детальных исследованиях.

Несомненно существенным для палеоботанической деятельности А. Н. было и его непосредственное знакомство с растительным миром разных районов нашей страны: юга европейской части, Закавказья, Средней Азии, Восточной Си-

бири, Приамурья, Приморья, Сахалина и других стран: Японии, Филиппин, Италии и Египта.

Большое значение для его палеоботанических обобщений имело то, что в основе его знания растений прошедших геологических эпох лежало изучение колоссального объема палеоботанических коллекций, в которые входили и его обширные личные сборы (например, за 3 летних сезона на Сахалине был собран громадный материал — не менее 2400 кг более чем в 100 ящиках); кроме исследования своих сборов, А. Н. выполнил поистине титаническую работу по определению палеоботанических коллекций, поступавших к нему со всех концов нашей страны; через руки А. Н. прошли почти все палеоботанические коллекции — или ему присылали их на определение, или же показывали ученики и коллеги, для которых всегда были открыты двери кабинета А. Н. на работе и дома. Кроме детального изучения материалов по СССР, А. Н. исследовал коллекции из Японии, п-ова Корея и Китая и был знаком с коллекциями, хранящимися в Лондоне, Париже, Праге и Стокгольме.

Разносторонняя эрудиция позволяла А. Н. давать глубокую оценку масштабности наблюдаемых явлений и фактов. Используя опубликованные данные по палеоботанике в глобальном масштабе, А. Н. обращал большое внимание на степень их достоверности. Так, в работе «Эволюция растений по данным палеоботаники» он отмечает, что «множество материалов, известных более полувека, до сих пор остаются скорее курьезами, чем объектами научного исследования», и еще: «Исключительно интересная меловая флора Потомака. . . однако все (ее) родовые определения по существу проблематичны. . . но она уже указывает на большую дифференциацию листовых форм этих несомненных двудольных. . .».

Все это в соединении с могучим интеллектом, невероятной трудоспособностью и постоянным стремлением проникнуть в суть вещей и явлений позволили сделать А. Н. выдающиеся теоретические обобщения в палеофитогеографии и в области истории флоры нашей планеты. Его концепции являются отправной точкой для новых исследований, полученные новые данные накладывают на его схемы, его положения обсуждают, подтверждают и уточняют. Особенно велики заслуги А. Н. в установлении зональности растительности прошлых геологических эпох. Большое значение имеет его классический труд «Эволюции растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы». Мнение о нем, высказанное А. Л. Тахтаджяном в 1954 г. на заседании палеоботанической секции Всесоюзного ботанического общества, посвященном годовщине со дня смерти А. Н., справедливо и сейчас: «Эта работа принадлежит к числу наиболее выдающихся произведений советской ботанической литературы и, как мне кажется, еще не вполне оценена. Она имеет принципиальное значение как для исторической фитогеографии, так и для филогении растений». Концепция полихронных флор, сформулированная и подробно и многосторонне освещенная в этой работе А. Н., суммирует все накопленные палеоботанические знания. Выделяя 5 основных полихронных флор: псилофитовую, археоптерисовую, антракофитовую, мезофитовую и ангиофитовую, он детально анализирует их характерные свойства. В этой работе А. Н. выдвинул фундаментальное положение: процесс эволюции растений осуществлялся в долгие периоды существования полихронных флор. Быстрая же смена растительного покрова сводится к инвазии и миграции, экзогенной и эндогенной экспансии ареалов отдельных сообществ и форм.

Четверть века А. Н. разрабатывал концепцию теплоумеренных листопадных гренландской и тургайских и субтропических, преимущественно вечнозеленых гелинденской и полтавской флор, которые являлись значительными этапами в развитии ангиофитовой полихронной флоры; в своей окончательной редакции эта концепция является отправной точкой для анализа как кайнозойской, так и современной флор.

Из крупных работ А. Н. другого плана отметим учебник палеоботаники, выдержавший 4 издания и удостоенный Государственной премии СССР, а также «Каталог растений ископаемой флоры СССР».

Многое, что начинал или наметил сделать А. Н., было завершено в последующие десятилетия. Так, пользуясь в своей исследовательской работе классиче-

ским морфологическим методом, А. Н. всегда подчеркивал необходимость развития всех палеоботанических методов и в их комплексном применении видел перспективу преодоления трудностей, лежащих на пути познания эволюции растительного мира. Он дважды писал об этом в ЦК Коммунистической партии, в результате чего в 1952 г. был организован Отдел палеоботаники БИНа, куда сразу были привлечены специалисты по разным методам палеоботаники, и подготавливались новые специалисты. То, что не успел сделать в этом направлении А. Н., осуществлено А. Л. Тахтаджяном.

Из того, чему А. Н. уделял много внимания и сил, еще до сих пор остался нерешенным вопрос об организации общесоюзного хранения палеоботанических коллекций. А. Н. считал приведение в порядок обработанных коллекций и сдачу их на хранение в музей важным и обязательным элементом палеоботанической работы и даже в последний год своей жизни посвятил коллекциям значительное время. Все типы описанных им видов и оригиналы доступны для исследования.

А. Н. был мужественным человеком, бесконечно преданным науке — делу его жизни, обладал мягким юмором, большой доброжелательностью к людям и оптимизмом.

О его авторитете как ученого и силе его обаяния как человека можно судить по числу и разнообразию описанных в его честь таксонов: 3 рода: *Kryshtofovichia* P. A. Nikitin 1934, *Kryshtofovichiana* Tschastnikova 1952, *Kryshtofovichiella* Sixtel 1956 и 65 видов ископаемых растений: *Acer kryshtofovichii* Borsuk 1956, *Actinidia kryshtofovichii Kutuzkina* 1984, *Alangium kryshtofovichii* Baikovskaja 1974, *Anabarella kryshtofovichii* Abramova 1984, *Araucariorhizoxylon kryshtofovichii* Shilkina 1984, *Araucarites kryshtofovichii* Nevolina 1984, *Aristolochia africanii* Kolakovsky 1956, *Azolla kryshtofovichii* Dorofeev 1979, *Bjanslaekuria kryshtofovichii* Sveshnikova 1984, *Celastrophyllum kryshtofovichii* Samylina 1984, *Cercis kryshtofovichii* Kornilova 1960, *Cercis kryshtofovichii* Usnadze 1971, *Cinnamomum kryshtofovichii* Vassilevskaja 1957, *Cissites kryshtofovichii* Jarmolenko 1935, *Cladophlebis kryshtofovichii* Markovitch 1984, *Cocculus kryshtofovichii* Iljinskaja 1971=*Trochodendroides kryshtofovichii* (Iljinskaja) Iljinskaja 1972, *Compsopteris kryshtofovichii* Vladimirovich 1968, *Ctenis kryshtofovichii* Kiritchkova 1984, *Cyclobalanopsis kryshtofovichii* Kolakovsky 1954, *Dalbergia kryshtofovichii* Kassumova 1966, *Daphnogene kryshtofovichii* Pimenova 1937, *Daphnogene kryshtofovichii* Vassilevskaja 1963=*Ocotea kryshtofovichii* (Vassilevskaja) Imchanitzkaja 1974=*Neolitsea kryshtofovichii* (Vassilevskaja) Baikovskaja 1984, *Dictyophyllum kryshtofovichii* Srebrodolskaja 1961, *Dryophyllum kryshtofovichii* Iljinskaja 1957, *Eucommia kryshtofovichii* Negru 1972, *Glossozamites kryshtofovichii* Prynada et Radczenko 1960, *Hamamelis kryshtofovichii* Jakubovskaja 1955, *Juglans kryshtofovichii* Gorbunov 1956, *Kryshtofovichia africanii* P. A. Nikitin 1934, *Leptotoma kryshtofovichii* Srebrodolskaja et Samylina 1984, *Liriodendron kryshtofovichii* Dorofeev 1983, *Macrotorellia kryshtofovichii* Teslenko 1984, *Magnolia kryshtofovichii* Borsuk 1956, *Mahonia kryshtofovichii* Stephyrtza 1971, *Menispermites kryshtofovichii* Vachrameev 1952, *Metasequoia kryshtofovichii* Sveshnikova 1975, *Moresnetia kryshtofovichii* Radczenko 1959, *Noeggerathiopsis kryshtofovichii* Radczenko 1955, *Oreodaphne kryshtofovichii* Givulescu 1961, *Ostrya kryshtofovichii* Baikovskaja 1965, *Padus kryshtofovichii* Chelebaeva 1978, *Pagiophyllum kryshtofovichii* Samylina 1963, *Palmoxylon kryshtofovichii* Shilkina 1973, *Papilionaceophyllym kryshtofovichii* Krassilov 1973, *Periploca kryshtofovichii* Kornilova 1960, *Phyllotheca kryshtofovichii* Mogutcheva 1984, *Pityocladus africanii* Burakova 1984, *Pleuromeiopsis kryshtofovichii* Sixtel 1962, *Populus kryshtofovichii* Iljinskaja 1976, *Protoblechnum kryshtofovichiana* Sixtel 1962, *Ptilophyllum kryshtofovichii* Gomolitzky 1984, *Quercus kryshtofovichiana* Baranov 1956, *Quercus kryshtofovichii* Klimova 1976= *Phyllites kryshtofovichii* (Klimova) Iljinskaja 1982, *Salvinia kryshtofovichiana* Shaparenko 1956, *Schizolepis kryshtofovichii* Prynada 1962, *Seletya kryshtofovichii* Dorofeev 1979, *Tamarix kryshtofovichii* Takhtajan et Kutuzkina 1969, *Taeniopteris kryshtofovichii* Vassilevskaja 1984, *Tetrasporina kryshtofovichii* Naumova 1949, *Trachytriletes kryshtofovichii* Naumova 1949, *Trapa kryshtofovichii* V. Vassiljev 1954, *Ungnadia kryshtofovichii* Iljinskaja 1984, *Weigela kryshtofovichiana* Dorofeev 1957, *Wielandiella kryshtofovichii* Prynada 1932, *Ziziphus kryshtofovichii*

Vassilevskaja 1974 и еще 13 видов ископаемых животных. Кроме того, в честь А. Н. назван хребет на о. Уруп и крупный кратер на Марсе.

Теплота чувств учеников и друзей А. Н. запечатлелась и в теплом цвете монолита, стоящего на его могиле на главной аллее Серафимовского кладбища в Ленинграде.

ЛИТЕРАТУРА

Аляедин В. Ф. Памяти Африкана Николаевича Криштофовича. — Матер. по геол. и полезн. ископаемым Сев.-Вост. СССР, 1954, вып. 8, с. 145—148. — *Африкан* Миколайович Криштофович. — За наукові кадри, Одесса, 12 дек. 1953. — *Африкан* Николаевич Криштофович, палеоботаник (1885—1953). Некролог. — Сб. геол.-геогр. фак. Одес. ун-та, 1954, т. 2. — *Байковская Т. Н.*, *Василевская Н. Д.*, *Турутанова-Кетова А. И.* Значение работ А. Н. Криштофовича для палеоботаники. — Ежегод. Всес. палеонт. об-ва, 1956, т. 15, с. 9—15. — *Бурба Г. А.* Получили имена 8 марсианских кратеров. — Природа, 1983, № 10, с. 102. — *Верещагин В. Н.* Предисловие ко 2-му тому избранных трудов А. Н. Криштофовича. — В кн.: *А. Н. Криштофович.* Избр. труды. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 3—8. — *Грубов В. И.*, *Дорофеев П. И.* Африкан Николаевич Криштофович. — Бот. журн., 1954, т. 39, № 2, с. 305—312. — *Дорофеев П. И.* Африкан Николаевич Криштофович как палеоботаник. — Сб. памяти А. Н. Криштофовича. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957, с. 7—11. — *Зеров Д. К.* Африкан Миколайович Криштофович. — Бот. журн. УРСР, 1954, т. 11, № 2, с. 92—97. — *К 60-летию* со дня рождения А. Н. Криштофовича. — Бот. журн., 1946, т. 31, № 4, с. 3—5. — *Криштофович А. Н.* Университет. — Очерки по истории геологических знаний, вып. 13. Ученые Геологического комитета. М.: Наука, 1971, с. 18—55. — *Криштофович В. М.*, *Музылев С. А.* Африкан Николаевич Криштофович (биографический очерк). — В кн.: *А. Н. Криштофович.* Избр. труды. Т. 3. Л.; М., Наука, 1966, с. 3—29. — *Колаковский А. А.* А. Н. Криштофович как ботаник-географ. — Ежегод. Всес. палеонт. об-ва, 1956, т. 15, с. 16—22. — *Музылев С. А.* Африкан Николаевич Криштофович. — Ежегод. Всес. палеонт. об-ва, 1956, т. 15, с. 5—8. — *Музылев С. А.* Африкан Николаевич Криштофович (1885—1953 гг.). — В кн.: Выдающиеся ученые Геологического комитета ВСЕГЕИ. Л.: Наука, 1984, с. 132—149. — *Нейштадт М. И.* Африкан Николаевич Криштофович. (К годовщине со дня смерти). — Изв. АН СССР, Сер. геогр., 1954, № 5, с. 83—85. — *Новик Е. О.* Африкан Миколайович Криштофович (1885—1953). Некролог. — Геол. журн. АН УССР, 1954, т. 14, вып. 1, с. 88—93. — *Новопокровский И. В.* Африкан Николаевич Криштофович. К 40-летию научной деятельности. — Сов. бот., 1947, т. 15, № 2, с. 97—101. — *О присуждении* Сталинской премии второй степени за научный труд «Палеоботаника». — Вестн. АН СССР, 1946, № 10, с. 14. — *Сребродольская И. Н.* А. Н. Криштофович и его деятельность во Всесоюзном палеонтологическом обществе. — Ежегод. Всес. палеонт. об-ва, 1984, т. 27, с. 4—16. — *Станиславский Ф. А.* О теоретическом наследии А. Н. Криштофовича. — Ежегод. Всес. палеонт. об-ва, 1984, т. 27, с. 17—27. — *Станиславский Ф. А.* Африкан Николаевич Криштофович. Киев: Наук. думка, 1985. 135 с. — *Тихомиров В. В.*, *Воскресенская Н. А.* 75 лет со дня рождения А. Н. Криштофовича. — Сов. геология, 1960, № 10, с. 153—154. — *Толмачев А. И.* Памяти Африкана Николаевича Криштофовича. — Изв. Всес. геогр. об-ва, 1954, т. 86, № 3, с. 296—300. — *Эйнор О. Л.* А. Н. Криштофович как геолог. — Геол. сб. Львовск. геол. об-ва, 1954, № 4, с. 380—386. — *Edwards W. N.* African Nicolaevich Kryshtofovich. — Proc. Geol. Soc. London, 1955, N 541, p. 128—129. — *Daber R.* A. N. Kryshtofowich. Biographien bedeutender Geowissenshafter der Sowjetunion. — Schriftenreihe Geol. Wiss., 1979, N 14, p. 153—162.

И. А. Ильинская

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград

Получено 12 V 1985

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9 (491.1)

Á. Löve. Flora of Iceland. — Reykjavík: Almenna bókafélagid, 1983. 403 p. — **А. Лёве. Флора Исландии.** 1983

L. I. MALYSHEV. (*A REVIEW*)

Новое издание книги Áskell Löve «Флора Исландии» в основном повторяет опубликованное в 1970 г. и имеет аналогичное оформление. Впервые книга вышла на английском, а не на исландском языке; последнее издание содержит исправления и дополнения.

Монография посвящена сосудистым растениям. Она состоит из «Предисловия», таблицы для определения семейств и из основной части с характеристиками семейств и их таксономических подразделений, а также «Указателя» латинских названий растений, включая синонимы (они выделены курсивом), указателей английских и исландских названий растений.

Для каждого семейства приводятся очень краткая характеристика и таблица для определения родов. Для каждого рода даются таблица определения видов с их характеристиками, латинское, английское и исландское названия, описание диагностических признаков, указание числа хромосом, а также условий обитания, встречаемости и распространения. Для латинских названий некоторых видов отмечены также синонимы. Кроме того (что особенно ценно), для изменчивых видов в особых абзацах приведены подвиды. Описание ареала облегчено тем, что территория острова условно разделена на 10 районов, обозначенных акронимами.

Как отмечает автор в «Предисловии», цель настоящей книги двоякая: научная и просветительная. Данная «Флора» отражает современный уровень знаний по таксономии растений с учетом положений Международного кодекса ботанической номенклатуры. Наряду с *Cochleariopsis groenlandica* subsp. *islandica* (syn. *Cochlearia groenlandica*) впервые приведено для Исландии родственное растение *Cochlearia pyrenaica*. Использованы также установленные в последние годы новые номенклатурные комбинации в родах *Minuartia* s. l., *Gentiana* s. l. и др.

Для всех таксонов указано соматическое число хромосом (2n), установленное на материале непосредственно из флоры Исландии. Местная флора в силу обособленности из-за значительной отдаленности острова от материка составлена видами арктического и отчасти бореального происхождения, а также заносными растениями, которые начали колонизацию территории около 11 веков назад, т. е. со времени заселения острова людьми.

Определение растений во «Флоре» значительно облегчено тем, что наряду с построенными в виде дихотомических ключей таблицами и краткими, но выразительными морфологическими диагнозами (чаще объемом по 5—8 строк текста) для всех видов и подвидов приведены штриховые черно-белые рисунки растений, выполненные Dagny Tande Lid — ботаником, стяжавшей всемирную известность благодаря таланту изображать в скупой, но весьма выразительной манере наиболее существенные портретные особенности растений. Рисунки размещены по 1—4 (иногда по 5—8) в каждой таблице с указанием масштаба и занимают почти такой же объем, что и основной текст. Кроме того, для 19 видов даны цветные изображения растений.

Рецензируемая «Флора Исландии» отражает высокий уровень флористической изученности территории. Эта книга — 12-я полная публикация по исланд-

ской флоре, осуществленная последовательно шестью разными исследователями с 1830 по 1983 г. Рецензия на предпоследнее издание «Флоры» Löve, вышедшее в свет в 1970 г., написана А. И. Толмачевым («Бот. журн.», 1971, т. 56, № 6, с. 1379—1381).

Как справедливо отмечает Löve в «Предисловии», все предыдущие издания по флоре Исландии способствовали накоплению сведений о растениях страны. Тем не менее растительный мир острова еще не изучен полностью. Например, наблюдения двух прошлых лет позволили увеличить список растений на три местных (туземных) вида: это *Potamogeton obtusifolius*, *Carex caryophyllea*, *Juncus jerardii*. Как очень редкие растения они обнаружены только на юго-западе острова.

В заключение отметим, что по информативности и лаконичности содержания и по оформлению, включая прекрасно выполненные иллюстрации, новое издание книги Löve заслуживает высокой оценки. Для советских читателей оно интересно в ботанико-географическом отношении при изучении арктических флор. Книга может иметь также модельное значение при оформлении аналогичных региональных «Флор» и определителей растений.

Л. И. Малышев.

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 18 III 1985.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.524.34

Бот. журн., т. 70, № 12

Б. М. Миркин. Антропогенная динамика растительности. Итоги науки и техники. Ботаника. — М.: ВИНИТИ, 1984, т. 5, с. 139—232. Т. 750. Ц. 1 р. 50 к.

YU. A. ZLOBIN. *B. M. MIRKIN.* ANTHROPOGENIC DYNAMICS OF VEGETATION. ADVANCES IN SCIENCE AND TECHNOLOGY. BOTANY. 1984

В очередном сборнике «Итоги науки и техники», издаваемом ВИНИТИ с 1972 г., опубликован обзор «Антропогенная динамика растительности», выполненный Б. М. Миркиным. Автор справедливо отмечает, что для последних 10—15 лет характерно переключение многих научных коллективов и отдельных исследователей на изучение динамики растительности, обусловленной антропогенным воздействием. Поток литературы по этой проблеме сильно возрос, но обзорные работы как в советской, так и зарубежной литературе отсутствуют. Публикация Б. М. Миркина восполняет этот пробел, она очень своевременна.

В основу обзора положены литературные источники, вышедшие из печати в 1976—1982 гг., хотя в отдельных случаях цитируются и более ранние работы. Всего, как отмечает автор, по вопросу динамики растительности он рассмотрел более 1000 публикаций, при этом за исследуемый период число зарубежных изданий возросло в 3, а отечественных — в 5 раз. Тем не менее в обзоре Миркин цитирует 533 работы, в том числе зарубежных 309, отечественных — 224. Это свидетельствует о том, что отбор отечественных работ для цитирования проводился по более строгому критерию, чем зарубежных. С таким подходом можно согласиться, так как отечественная литература для советского читателя, естественно, доступнее.

Обзор начинается с рассмотрения классификации динамики растительности. В ее основу положена классификация В. Н. Сукачева. Это вполне оправдано ее универсальностью и адекватностью реальным природным процессам. Миркин уточняет три важных понятия, используемых при исследованиях антропогенной динамики растительности: эволюция, сукцессии и нарушения. Под антропогенной эволюцией понимается формирование принципиально новых типов растительных сообществ, под сукцессиями — существовавших ранее, а под нарушениями — резкие изменения ценозов.

При обсуждении эволюции и сукцессий автор пользуется понятиями прогрессивных и регрессивных изменений. Думается, что для объективизации и из-за явного антропоморфизма эти термины лучше не употреблять. В самом деле, что прогрессивнее: высокая продуктивность сообщества, его структурная сложность, видовое разнообразие или устойчивость?!

Кроме того, следует подчеркнуть, что при очень полном описании форм антропогенной эволюции автор недостаточно учитывает то обстоятельство, что НТР привела к преобразованию биосферы в ноосферу—техносферу, в которых влияние человеческой цивилизации на растительный покров стало мощным, постоянным и универсальным фактором. По существу неантропогенной эволюции (даже в условиях биосферных заповедников) на земном шаре уже нет. Достаточно в этом отношении сослаться на работы специалистов по охране природы (см., например, «Окружающая среда». М.: Мысль, 1983), которые показывают глобальный характер изменения концентрации CO_2 в атмосфере, увеличение поступления в биосферу в несколько раз по сравнению с естественным состоянием серы, ртути, свинца и ряда других веществ, рост водопотребления при параллельном загрязнении водных источников, вторичное засоление больших территорий, широкомасштабное антропогенное отчуждение фитомассы из экосистем. Эти обстоятельства одновременно делают проблему антропогенной динамики растительности остро современной и показывают целесообразность издания ВИНИТИ рецензируемого обзора.

Большое внимание автор уделяет моделям сукцессий и соотношению детерминированности и стохастичности в их механизме. Здесь критически оцениваются и обсуждаются около 50 работ. Читатель справедливо может заключить, что в настоящее время отсутствуют достаточно адекватные модели сукцессий и даже методология построения таких моделей. С нашей точки зрения, динамика растительных сообществ диалектически сочетает в себе детерминированность и стохастичность. Любая сукцессия жестко детерминируется составом диаспор, но структура сообщества стохастично отражает случайность комбинаций проростков и взрослых растений в пределах ценоячеек.

Детально и квалифицированно Миркин обсуждает значение стратегии видов растений для сукцессий. Здесь, опираясь на более чем 50 литературных источников, он показывает, что содержанием многих сукцессий является замена видов с *R* стратегией на *K* и *S* стратегов. Далее обсуждается новая проблема значения почвенных банков семян для сукцессий. Завершает первую теоретическую часть обзора рассмотрение способов отражения динамики растительности на геоботанических картах и новых методов изучения сукцессий. Автор показывает, что за последнее время основные результаты по изучению сукцессий получены двумя методами — методом постоянных пробных площадей и методом сопоставления геоботанических карт и ботанических описаний, выполненных в разное время. Можно вполне согласиться с автором обзора, что наши знания об антропогенной динамике были бы более полными при системном применении таких методов изучения сукцессий, как градиентный анализ, факторный анализ, кластерный анализ и имитационное моделирование. Однако за последнее время такие работы единичны: в обзоре указываются лишь 15—20 таких публикаций. Миркин вполне объективно подчеркивает необходимость количественного подхода и при изучении антропогенной толерантности растительных сообществ.

Во втором разделе обзора автор рассматривает антропогенную динамику по отдельным типам растительности. Описаны сукцессии на залежах (проанализированы 54 литературных источника), на вырубках (35), гарях (2), в лесах (2), саваннах (16), в склерофильной растительности (20), злаковниках (8), на пустошах (10), болотах (3) и в пустынях (2 источника). Уже простое сравнение числа публикаций позволяет видеть, что разные типы растительных сообществ изучали в условиях антропогенеза неравномерно. Явно недостаточно исследований антропогенного воздействия на арктические и аридные экосистемы. Читатель в этом разделе обзора найдет интересный материал о роли пожаров в определении структуры сообществ и их динамике. Автор справедливо пишет (с. 181): «Разработка оптимальной стратегии использования огня для разных типов растительности в соответствии с их экологией — актуальная задача, входящая

в состав проблемы управляемых сукцессий, решать которую предстоит в самом ближайшем будущем».

Завершают обзор несколько подразделов, которые посвящены частным, но очень важным случаям антропогенных сукцессий. Автор детально анализирует литературу по зарастанию техногенных субстратов. Площадь их неуклонно возрастает, и проблема рекультивации таких территорий для промышленных регионов очень актуальна. Миркин рассматривает основные способы рекультивации нарушенных земель. К сожалению, в обзор и список литературы не вошли материалы сборника «Промышленная ботаника» (Киев: Наук. думка, 1980), которые существенно обогащают теорию и практику оптимизации техногенных ландшафтов; этот сборник ценен также обширной библиографией (с. 228—257).

Несколько необычно, но с пользой для читателя включены в обзор сукцессии травосмесей. Показано, что судьба травосмесей зависит от почвенно-климатических условий и источников семян посторонних видов, поэтому в одних случаях искусственные травосмеси могут существовать десятилетиями (опыты Н. С. Котелиной и В. А. Зайковой), а в других уже на 3—4 год они начинают замещаться либо луговыми, либо сорными компонентами. Миркин обоснованно связывает устойчивость травосмесей также с конкурентной мощностью видов.

Влияние выпаса на растительность оценивается как одно из самых важных. Это тем более справедливо, что в связи с ростом численности сельскохозяйственных животных под выпас используются практически все типы растительного покрова. Анализ выпаса как экологического фактора был выполнен Т. А. Работновым, имеется большая литература и по формам пастбищной дигрессии. Современной задачей является разработка принципов мониторинга и оценки конкретных сообществ к пастбищной нагрузке. Положительно можно оценить раздел «Влияние удобрений». Обычно удобрения приводят к эвтрофикации лугового сообщества и обеднению его видового состава. К сожалению, за пределами обзора остался цикл работ по косвенному действию удобрений на экосистемы, обусловленному их смывом в грунтовые воды и водоемы.

С большой полнотой освещено влияние на растительные сообщества рекреационных нагрузок. Опираясь на 77 публикаций, Миркин показывает, что формы рекреационных нагрузок очень разнообразны, масштабы их исключительно широки, но при наличии достаточно большого практического материала по изменениям растительности при рекреации теоретическое его обобщение еще остается задачей будущего.

Заключает вторую часть обзора анализ динамики пашенных сообществ. Ссылаясь на работы В. В. Туганаева, автор показывает сравнительную стабильность состава сорных растений. Это означает, что динамические тренды агрофитоценозов определяются в основном селекционными изменениями культурных растений и технологий их выращивания. Они сопровождаются обеднением видового состава сегетальной флоры. Теперь все больший ущерб от сорных растений зависит не от их видового разнообразия, а от количества в посеве доминирующего сорняка.

В целом обзор, составленный Б. М. Миркиным, хорошо ориентирует читателя в массе литературы по антропогенезу и четко выделяет центральные тенденции, сложившиеся в исследованиях этой проблемы. Это переход от упрощенных жестких детерминистских схем к вероятностно-стохастическим моделям; это рассмотрение антропогенных изменений растительного покрова как целостного биосферного процесса и это, наконец, формирование универсальной концепции антропогенной динамики. Определены и перспективные направления будущих исследований: мониторинг, прогноз и управление сукцессиями. Их разработка, по-видимому, будет долго основываться на использовании принципов аналогии и экстраполяции.

Ю. А. Злобин

Сумский филиал
Харьковского сельскохозяйственного института.

Получено 31 X 1984.

УДК 50.08.581.481 Бот. журн., т. 70, № 12

А. Г. Юсуфов. Механизмы регенерации растений. — Изд-во Ростов. гос. ун-та, 1982. 173 с. Т. 500. Ц. 1 р. 80 к.

L. A. LEBEDENKO. *A. G. YOUSSOUFOV.* MECHANISMS OF PLANT REGENERATION. 1982

Морфологические процессы высших растений, контролируемые генетической программой и управляемые сложнейшей системой фитогормонов, в функционировании которой до сих пор имеется еще немало загадок, давно стали объектом пристального внимания ботаников. В последние десятилетия интерес исследователей к проблемам морфогенеза преимущественно был обращен на особенности процессов, имеющих место в культуре изолированных клеток и тканей. Значение этих исследований бесспорно, многие из полученных результатов уже широко внедрены в практику сельского хозяйства и цветоводства, тем не менее некоторое падение интереса к ряду аспектов экспериментального морфогенеза, в том числе к проблемам регенерации растений, досадно, поскольку эти вопросы, особенно в теоретическом отношении, до сих пор недостаточно разработаны, тогда как практическая их значимость, например в лесоводстве и во многих разделах сельскохозяйственного производства, возрастает. В связи с этим рецензируемая монография А. Г. Юсуфова представляет особенно большой интерес.

Юсуфов широко известен своими исследованиями регенерации растений, в частности способности листовых черенков к побего-и корнеобразованию, поэтому монография представляет собой не только обобщение значительной литературы по данным вопросам, но и итог собственных экспериментальных исследований. Автор поставил целью дать в книге представление о процессе регенерации как общебиологическом явлении, приобретающем у высших растений специфические формы. Такая попытка, в значительной степени удавшаяся автору, несомненно интересна.

Монография состоит из пяти глав, краткого «Заключения» и достаточно обширного списка литературы, содержащего 347 библиографических ссылок. В первой главе дается анализ многочисленных определений понятия «регенерация», причем автор отвергает тождественность терминов «регенерация» и «вегетативное размножение», и в этом он, конечно, прав. Однако он расширяет понятие «регенерация» до любых явлений «новообразования клеток и структур, а также организма после нарушения его целостности повреждением или действием других экстремальных факторов», добавляя, что «процессы необязательно сопровождаются развитием целого организма из изолированной или поврежденной части» (с. 9). Такое определение несколько расплывчато, но практически пользоваться им можно.

Далее, рассмотрев целый ряд примеров регенерации органов (побегов, корней или листьев) у различных групп растений, автор приходит к несколько тривиальному выводу, что «. . .способность к регенерации в той или иной мере присуща всем растениям» (с. 18). Само по себе это утверждение не вызывает сомнений, однако возникает вопрос: чем определяется «та или иная мера»? Для решения этого вопроса автор анализирует влияние экологических и генетических факторов на способность к регенерации. К сожалению, это освещено довольно скупо и сколько-нибудь четких ответов не дано.

Во второй главе Юсуфов рассматривает «механизмы и условия индукции» процессов регенерации. Сам по себе материал главы достаточно информативен — описаны анатомия и физиология регенерационных явлений, влияние на них различных наборов фитогормонов и возраста как самого растения, так и его частей. Наиболее интересным мы считаем параграф, посвященный полярности, — одному из наиболее загадочных явлений в проблеме регенерации. Полярность — явление совершенно очевидное, которое не может быть снято даже мощным гормональным воздействием (табл. 19 на с. 53), тем не менее достаточно четкого объяснения оно пока не получило (определение полярности И. И. Шмальгаузеном как «надстройки над программным развитием», вероятно, точно, но требует определенной конкретизации).

Глава третья посвящена важному теоретическому вопросу биологии — проблеме целостности организма, рассматриваемому автором в связи со способностью к регенерации. Само по себе утверждение необходимости нарушения целостности организма для возникновения явлений регенерации (чем бы это нарушение ни вызывалось) является трюизмом. Автор прав, подчеркивая значение онтогенетического развития организма для индукции (и затухания) регенерационных процессов, что в целом известно давно, но до данной работы почти не обсуждалось.

Глава четвертая о связях между развитием растения и его способностью к восстановлению утраченных частей продолжает идеи главы третьей. Интересно мнение автора об индивидуальности растений, размножаемых вегетативно, хотя круг приведенных примеров мог бы быть значительно расширен за счет древесных растений — в частности порослевых дубрав Армении, описанных В. О. Казаряном и Л. Б. Махададзе, или культуры тополей в Передней Азии, которые в течение тысячелетий размножают черенкованием.

Глава пятая посвящена проблеме эволюции явлений регенерации. Она содержит вместе с тем и интересные данные по все той же проблеме связи этапов онтогенеза со способностью к регенерационным процессам. В том же, что касается эволюции явлений регенерации у растений, автор вынужден констатировать отсутствие каких-либо четких эволюционных линий.

В «Заключении» автор подводит итоги своего исследования и ставит также те вопросы, которые должны быть изучены в будущем. Он прав в своем утверждении, что в настоящее время «. . .мы имеем лишь начальные контуры серьезного изучения классической проблемы регенерации растений» (с. 154). Эти контуры и пытался очертить автор в рецензируемой монографии.

Книга Юсуфова безусловно полезна. Она является вполне удачной попыткой обобщения огромного экспериментального материала, часть которого собрана самим автором. В ней не только много новых данных, но и много идей и много недоуменных вопросов. Книга может служить как справочником по проблеме, интересующей широкие круги ботаников, и в первую очередь практиков, так и стать стимулом для дальнейших исследований. Очень жаль, что издательство Ростовского университета выпустило книгу столь малым тиражом.

Л. А. Лебеденко

Ленинградский научно-исследовательский институт лесного хозяйства.

Получено 11 IV 1985.

УДК 019.941 : 002.01 : 633.2/.3

Бот. журн., т. 70, № 12

Луга Нечерноземья/Под ред. А. Г. Воронова. — М.: Изд. Моск. ун-та, 1984, 159 с. Т. 680 экз. Ц. 1 р. 70 к.

V. B. GOLUB, K. O. KOROTKOV, L. G. NAUMOVA, V. V. TUGANAEV. *(A REVIEW)*. THE MEADOW OF NETCHERNOZEMY. 1984.

В отечественной научной литературе после двухтомника X. Э. Ребассоо (Rebassoo, 1975a, b) монография «Луга Нечерноземья» является второй, выполненной в соответствии с методом Браун-Бланке. Ее авторы — Л. В. Швергунова, И. Н. Горяинова, И. М. Микляева, Г. А. Михайлова, Л. Н. Вдовюк, Н. Б. Леонова, М. Ю. Кузнецова. Рецензенты монографии — Б. И. Миркин и Л. С. Родман. Материал был собран в 1975—1980 гг. в Калужской, Рязанской, Брянской, Владимирской и Калининской областях. Результаты обработки были опубликованы ранее (Вдовюк и др., 1980), но без включения фактического материала, и поэтому обсуждать качество предложенной авторами классификации было невозможно. В рецензируемой монографии приведена

значительная часть использованных авторами описаний, что позволяет критически оценить полученный результат. Примером ранее предпринятой дискуссии, которая способствовала развитию метода Браун-Бланке, можно назвать рецензию В. И. Василевича с соавторами (1981) на монографию «Растительность речных пойм Монгольской Народной Республики» (Миркин и др., 1980).

Книга состоит из двух частей. Главы «Классификация луговых сообществ» (с. 6—14) и «Характеристика луговой растительности» (с. 14—47) могут рассматриваться как первая — синтаксономическая — часть. Две следующие главы «Некоторые ландшафтные закономерности размещения луговых сообществ» (с. 48—64) и «Практические аспекты исследования луговых угодий» (с. 64—89) — как вторая часть. В «Приложении» (с. 95—158) приводятся флористические таблицы.

Мы не будем обсуждать второй части книги, ценность которой сомнений не вызывает, и сконцентрируем внимание на первой, особенно важной для тех, кто интересуется методом Браун-Бланке.

На синтетическом этапе авторы вводят количественные критерии для упорядочения описаний: «Разделение описаний на группы проводилось по дифференциальным видам, постоянство которых в данной группе описаний должно превышать 50 %, а во всех остальных быть меньше этой величины» (с. 8). «. . .при разделении описаний на группы. . . к данной группе относить лишь те описания, в которых представлено не менее половины ее дифференциальных видов» (с. 9).

Подобный строгий количественный подход к субъективно собранному типическим отбором материалу в целом полезен, но оправдан не во всех случаях. Последнее сказалось, например, при установлении ассоциации Caricetum acutae, которую авторы считают синонимом ассоциации Caricetum gracilis Almquist 1929. Но Caricetum gracilis [1] — это ассоциация, основным критерием выделения которой является доминирование *Carex acuta*, и здесь требование 50 % постоянства «дифференциальных» видов слишком мягкое, оно не соответствует традиции классификации сообществ класса Phragmitetea Tx. et Prsg. 1942, когда сторонники Браун-Бланке из-за флористической бедности гигрофильных сообществ и четкого монодоминирования проводят классификацию практически по доминантам. Таким образом, в данном случае флористические ассоциации соответствуют формациям традиционной классификации по доминантам, которой пользуются многие советские фитоценологи. У авторов рецензируемой монографии во многих описаниях ассоциации Caricetum acutae вид *Carex acuta* вообще отсутствует, в других — его обилие мало, но обилен другой вид — *C. vesicaria*, по которому выделяют ассоциацию Caricetum vesicariae Br.-Bl. et Denis 1926. Из 28 приведенных описаний к Caricetum gracilis можно отнести не более 7, а остальные представляют экотон. Считать Caricetum acutae синонимом Caricetum gracilis, как это делают авторы, мы думаем, будет неправильным. Фактически совокупность их описаний представляет союз Magnocaricion Koch 1926. Количественные критерии не обеспечивают гомогенности фитоценонов. Caricetum acutae lysimachietosum vulgaris объединяет описания с числом видов, колеблющимся от 15 до 43, а C. a. comaretosum palustris — от 9 до 30.

Авторам следовало бы более строго отбраковывать описания при обработке, так как синтаксоны системы Браун-Бланке охватывают не все разнообразие (континуум) растительности, а некоторые наиболее типичные или контрастные ее состояния (см.: Миркин, Наумова, 1984; Миркин, Назирова, 1984).

Авторы «Лугов Нечерноземья» отмечают существенные расхождения в значениях постоянства видов у отобранных для публикации 10 описаний по каждому фитоценону и всех наборов описаний, которые были отнесены к этим синтаксонам в процессе обработки. При хорошей классификации такого быть не может, тем более что 10 описаний, отобранных для документирования син-

---

[1] В соответствии с «Кодексом фитосоциологической номенклатуры» (Barkman e. a., 1976) при изменении названия вида название ассоциации не меняется, и авторам следовало бы именовать установленную ими совокупность описаний Caricetum gracilis (рекомендация 10a).

таксона, должны представлять именно его ядро и соответствовать средним значениям этих совокупностей описаний. Таким образом, введение формализованных количественных критериев в достаточно субъективную, хотя и контролируемую таблицей, процедуру обработки на синтетическом этапе не привело к улучшению качества классификации. Как было недавно показано в работе L. Mucina (1982), при группировке описаний учитываются не только соотношение степени представленности групп дифференцирующих видов, а значительно большее число критериев: физиономия сообщества, синдинамические характеристики, условия местообитания и, конечно, общее число видов в сообществе, позволяющее уже в самом начале обработки легко отбраковать отклоняющиеся описания.

В приведенном в монографии продромусе 5 классов (Molinio-Arrhenatheretea Tx. 1937, Nardo-Callunetea Prsg. 1949, Phragmitetea, Scheuchzerio-Caricetea fuscae Nordh. 1936, Festuco-Brometea Br.-Bl. et Tx. 1961), 4 порядка, 6 союзов и 12 ассоциаций, подразделенных на субассоциации и варианты.

На с. 13 рецензируемой книги читаем: «Окончательно установленными можно считать лишь мелкие таксономические (неверный термин, нужно — синтаксономические.— *В. Г. и др.*) единицы (субассоциации и варианты), а также некоторые ассоциации, для которых были найдены аналоги в литературе (Caricetum acutae, Trifolietum montani). Состав диагностических блоков других ассоциаций, и тем более подсоюзов, нуждается в дополнении на основе широкого географического изучения видового состава сообществ этих синтаксонов. После этого можно будет уточнить их положение в общей системе классификации и окончательно установить набор характерных видов».

В данном случае авторы явно недооценили значимость полученных результатов. Обследованная ими территория вполне соответствует по площади небольшим европейским странам, для которых сигматисты составляют самостоятельные классификации (например, опубликован продромус сообществ Чехии (Moravec a kol., 1983); площадь ее меньше, чем изученный авторами «Лугов Нечерноземья» район), хотя различия географических условий разных стран и порождают большой разнобой в списках диагностических видов высших единиц (см.: Миркин и др., 1984). Собранный авторами рецензируемой монографии материал и диапазон вариации растительности были вполне достаточными для того, чтобы уточнить (или даже заново выявить) диагностические комбинации использованных высших синтаксономических единиц рангов союз—класс.

Рецензенты тщательно ознакомились с таблицами и, составив обзорную (синоптическую) таблицу, к сожалению, отсутствующую в книге, попытались дать оценку результатам авторов.

Субассоциации и варианты, действительно, если исключить отмеченную ранее негомогенность (в целом не влияющую на их диагноз), вполне могут удовлетворить читателя; соответствуют принятому во флористическом направлении объему и ассоциации, хотя, как уже отмечалось, нарушена традиция при выделении ассоциации Caricetum acutae (то же замечание может быть сделано относительно ассоциации Caricetum rostratae Rübel 1912). Что касается ассоциации Cichorietum intybi, имеющей чрезмерно широкий экологический объем и включающей сообщества с доминированием от *Deschampsia caespitosa* до *Festuca sulcata*, то, видимо, есть все основания путем «синтаксономического скольжения» субассоциацию C. i. festucetosum sulcatae сделать ассоциацией. Для этого диагностические виды этой субассоциации и своеобразие экологии вполне достаточны.

Сложнее обстоит дело с отнесением ассоциаций к высшим единицам. Авторы рецензируемой монографии, полностью осознавая сложность синтаксономического этапа, признают предварительность предлагаемой ими синтаксономической иерархии. Тем не менее выскажем некоторые замечания о характере построенной ими предварительной синтаксономии.

1. Ассоциации. После корректировки ассоциаций все они, кроме Caricetum gracilis и Caricetum rostratae, из-за их своеобразия должны рассматриваться как новые и в соответствии с уже цитированным «Кодексом» для них следует привести номенклатурный тип — наиболее типичное описание

с указанием автора, даты описания, места заложения пробной площади. Это сделало бы публикацию новых синтаксонов обоснованной.

2. Классы. Мы согласны с отнесением ассоциаций к классам Molinio-Arrhenatheretea и Phragmitetea. Ассоциацию Caricetum rostratae авторы ошибочно поместили в класс Scheuchzerio-Caricetea fuscae. Традиционно эта ассоциация относится к союзу Magnocaricion порядка Phragmitetalia Koch 1926 класса Phragmitetea (см.: Matuszkiewicz, 1981). Нет оснований и для помещения в класс Festuco-Brometea ассоциации Bromopsietum inermis (авторы допустили две ошибки при конструировании названия этой ассоциации, назвав ее Bromopsidetum inermis на с. 46 и Bromopsetum inermis на с. 157 — см. § 56 приложений к «Кодексу»). Она флористически близка к ассоциации Galietum veri и потому может быть помещена в класс Molinio-Arrhenatheretea.

3. Порядки. Правомочность отнесения ассоциаций к четырем порядкам (Arrhenatheretalia Pawl. 1928, Molinietalia Koch 1926, Nardetalia (Oberd. 1949) Prsg. 1949, Phragmitetalia) сомнений не вызывает, хотя, судя по приведенным таблицам, понимание класса Molinio-Arrhenatheretea R. Schubert (1976) с включением в него порядка Nardetalia, а не отнесением его к классу Nardo-Callunetea, как у W. Matuszkiewicz (1981), для данной совокупности описаний кажется более оправданным.

4. Союзы. Как известно, на уровне союзов начинает в большей мере проявляться региональная географическая специфика и потому достаточность использованной системы союзов в классе Molinio-Arrhenatheretea (Arrhenatherion (Br.-Bl. 1925) Koch 1926, Cynosurion Tx. 1947, Eu-Molinion Koch 1926, Calthion Tx. 1936) вызывает сомнение. Судя по таблицам, диагностические комбинации этих союзов, составленные на основании публикаций зарубежных авторов, которые обрабатывали описания растительности иного, менее континентального климата, оказались у авторов «Лугов Нечерноземья» лишенными диагностической роли. Границы их распространения не соответствуют границам тех синтаксонов, которые они должны были бы диагносцировать. В особенности это относится к комбинациям видов союзов Cynosurion и Arrhenatherion.

Мы полагаем, что ассоциации лучше перегруппировать, объединив Galietum veri, Trifolietum montani, Bromopsietum inermis и поднятую до ранга ассоциации субассоциацию Cichorietum intybi festucetosum sulcatae в новый союз Trifolion montanae. В будущем, возможно, будет целесообразно выделить новый порядок Galietalia veri, который объединит столь характерные для континентальных районов остепненные луга, где сочетаются комбинации видов Molinio-Arrhenatheretea и Festuco-Brometea (Mirkin, Shelyag-Sosonko, 1984). Оставшиеся сообщества Arrhenatheretalia можно отнести к новому союзу Festuco-Trifolion repentis — восточно-европейскому викарианту союза Cynosurion. В рецензии нет возможности указать диагностические виды этих синтаксонов (это будет сделано в специальной публикации), однако анализ таблиц показывает, что такое группирование значительно более эффективно и диагностических видов для обоснования новых союзов достаточно. Видимо, новый союз нужен и для ассоциаций влажных лугов Veronicetum longifoliae и Filipenduletum ulmariae.

Несколько слов нужно сказать о фитоценологических таблицах, которые всегда сложны для публикации. В них практически нет ошибок. Правильно названы и синтаксоны, если не считать, кроме уже указанного названия ассоциации Bromopsietum inermis, неверно обозначенную ассоциацию Nardetum stricti (нужно: Nardetum strictae). Однако очень много непонятного в самом порядке расположения видов в таблицах и в тех буквенных индексах, которыми показана принадлежность видов к той или иной диагностической комбинации синтаксонов высших рангов, причем в разных таблицах один и тот же вид отнесен к разным диагностическим группам. Так, *Plantago media* указан как характерный вид для Molinio-Arrhenatheretea, Arrhenatheretalia и Festuco-Brometea; *Geum rivale* — для Molinio-Arrhenatheretea, Calthion, Molinietalia; *Pimpinella saxifraga* — для Molinio-Arrhenatheretea и Festuco-Brometea; *Potentilla argentea* — для Sedo-Scleranthetea Br.-Bl. 1955 et Müll 1961 и Molinio-Arrhenatheretea и т. д. Безусловно, в различных районах и в обработках раз-

ных авторов эти виды действительно играют не одинаковую синтаксономическую роль, но следовало бы индуктивно установить, как они себя ведут в изученной совокупности описаний и выяснить место каждого из них при диагнозе синтаксонов в конкретной совокупности описаний. Просмотр таблиц («синтаксономическая коррекция») показывает, что для условий Нечерноземья *Plantago media* — это диагностический вид класса Molinio-Arrhenatheretea, *Geum rivale* — союза Calthion, *Pimpinella saxifraga* и *Potentilla argentea* — порядка Arrhenatheretalia.

Особые возражения вызывают комбинации высших единиц, которые авторы приводят в таблицах. Так, например, среди видов, принятых характерными для порядка Molinietalia (влажные луга), имеется ряд типичных представителей диагностической группы класса Molinio-Arrhenatheretea, т. е. мезофитов широкого диапазона (*Festuca rubra*, *Poa pratensis* и *Trifolium pratense*, табл. 7). В комбинацию видов союза Eu-Molinion попали виды ксеромезофитной ориентации — *Ranunculus polyanthemos* и *Genista tinctoria* (?!). Мы полагаем, что подобные недоразумения — следствие технических ошибок. К сожалению, «сложная и кропотливая работа» по составлению таблиц выполнена М. Ю. Кузнецовой неудовлетворительно, половина таблиц (I, III, VIII, IX, XII) не имеет списков редких видов, что снижает их информативность.

Несколько слов о категориях «дифференциальные» и «характерные» виды, которыми постоянно пользуются авторы. Из текста совершенно не ясно, что такое дифференциальные виды, которые характеризуют ассоциации. Создается впечатление, что чаще всего это локальные характерные виды (о неудачности списков характерных видов высших единиц уже говорилось). Мы считаем, что все чаще и чаще используемая за рубежом единая категория диагностических видов, без подразделения их на характерные и дифференциальные (см. уже упомянутый продромус растительных сообществ Чехии — Moravec a kol., 1983), сняла бы многие вопросы и упростила работу.

У читающего эту рецензию может сложиться впечатление, что столь доскональный критический разбор синтаксономической части книги приведет к ее негативной оценке. Однако мы так не считаем.

Книга безусловно сыграет свою положительную роль в разработке системы высших единиц при классификации луговой растительности СССР, так как она верна в своей первооснове — удачно выделено большинство ассоциаций, они правильно отнесены к классам и порядкам. Удачно использованы для характеристики ассоциаций шкалы Л. Г. Раменского, чем в метод Браун-Бланке внесен новый аспект. Авторы показали перспективность флористических классификаций для хозяйственных целей и их бесспорные преимущества при составлении крупномасштабных геоботанических карт. Наконец, большую ценность и пример, достойный подражания, представляет публикация фитоценологических таблиц, несмотря на ошибки в порядке расположения видов по характеристическим комбинациям. Что касается построения полной синтаксономической иерархии — выделения союзов и уточнения списков диагностических видов синтаксонов разного ранга, то это дело будущего. Направление, по которому идет коллектив авторов, одним из первых в СССР взявший на себя смелость полного следования направлению Браун-Бланке, — верное. Многие из указанных недостатков преодолимы при дальнейшей работе, и содействовать как их устранению, так и повышению общего уровня флористических классификаций растительности СССР ставили задачей авторы рецензии.

И в заключение небольшое замечание: авторам следует полнее использовать «Кодекс фитосоциологической номенклатуры» (Barkman e. a., 1976), а он отсутствует даже в списке литературы, хотя опубликован за восемь лет до выхода монографии.

ЛИТЕРАТУРА

Василевич В. И., Гуричева Н. П., Карамышева З. В., Матвеева Е. П. Рец. Растительность речных пойм Монгольской Народной Республики. 1980. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 12, с. 1792—1799. — *Вдовюк Л. Н., Горяинова И. Н., Микляева И. М. и др.* Использование методики Браун-Бланке для классификации луговых сообществ. — В кн.: Экология фитоценозов и их динамика. М.: Моск. фил. ВГО СССР, 1980, с. 65—84. — *Миркин Б. М., Манибазар Н., Гареева Л. М. и др.* Растительность речных пойм Монгольской Народной Рес-

публики. Биологические ресурсы и природные условия Монгольской Народной Республики. Т. XIII. Л.: Наука, 1980. 284 с. — *Миркин Б. М.*, *Назирова З. М.* Новая работа о творческом развитии метода Браун-Бланке. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1984, т. 89, вып. 1, с. 126—128. — *Миркин Б. М.*, *Наумова Л. Г.* Рец. *В. Матушкевич.* Руководство для определения растительных сообществ Польши. Варшава, 1981. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 1, с. 110—113. — *Миркин Б. М.*, *Коротков К. О.*, *Морозова О. В.*, *Наумова Л. Г.* Что такое класс в системе Браун-Бланке? — Бюл. МОИП, отд. биол., 1984, т. 89, вып. 3, с. 69—76. — *Barkman J. J.*, *Moravec J.*, *Rauschert S.* Code of phytosociological nomenclature. — Vegetatio, 1976, vol. 32, N 3, p. 131—185. — *Matuszkiewicz W.* Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roslinnych Polski. Warszawa: Panstwowe Wydawnictwo Naukowe, 1981. 298 S. — *Mirkin B. M.*, *Shelyag-Sosonko Yu. R.* Classification of meadow vegetation in the USSR. — Vegetatio, 1984, vol. 56, p. 167—176. — *Moravec a kolektiv.* Rostlinná společenstva České Socialistické Republiky a jejich ohrožení. Severočeskou přírodou. Příloha, 1. Litoměřice, 1983, 128 p. — *Mucina L.* Numerical classification and ordination of ruderal plant communities (Sisymbrietalia, Onopordetalia) in the western part of Slovakia. — Vegetatio, 1982, vol. 48, p. 267—275. — *Rebassoo H.-E.* Sea-shore plant communities of the Estonian islands. Acad. Sci. Estonian S. S. R., Inst. Zool. Bot., Tartu, 1975a. 176 p. — *Rebassoo H.-E.* Sea-shore plant communities of the Estonian islands. Tables. Acad. Sci. Estonian S. S. R., Inst. Zool. Bot., Tartu, 1975b. 136 p. — *Schubert R.* Übersicht über die wichtigsten Gruppen der Pflanzengesellschaften. — In: *W. Rothmaler.* Exkursionsflora. Kritischer Band. Berlin: Volk and Wissen Volkseigener Verlag, 1976, S. 20—45.

В. Б. Голуб, *К. О. Коротков*,
Л. Г. Наумова, *В. В. Туганаев*.

Астраханский государственный педагогический институт,
Институт эволюционной морфологии и экологии животных,
Москва,
Башкирский государственный педагогический институт,
Уфа,
Удмуртский государственный университет,
Устинов.

Получено 19 XI 1984.

УДК 019.941:002.01;581.55:437.1].3 *Бот. журн., т. 70, № 12*

J. Moravec a kolektiv. Rostlinná společenstva České Socialistické Republiky a jejich ohrožení. — Litoměřicae : Severočeskou přírodou. Příloha, 1. 1983. 128 p.

(Я. Моравец и др. Растительные сообщества Чешской Социалистической Республики и опасность их исчезновения. 1983)

B. M. MIRKIN, I. I. SOLOMESCH. *J. MORAVEC* AND COLLECTIVE. RED LIST OF PLANT COMMUNITIES OF THE CZECH SOCIALIST REPUBLIC AND THEIR ENDANGERMENT. 1983

В последние годы среди ученых, работающих в русле направления Браун-Бланке, проявляется тенденция к составлению региональных сводок-продромусов. Так, опубликован продромус R. Schubert в «Экскурсионной флоре» W. Rothmaler (1976), продромус W. Matuszkiewicz (1981) в «Руководстве для определения растительных сообществ Польши». Рецензируемый труд также представляет собой отражение этой тенденции — он содержит список синтаксонов растительности Чешской Социалистической Республики. Весьма характерно, что последователи Браун-Бланке избегают типологических обобщений широкого характера — составления сводок о классах на всем их ареале или хотя бы той части, которая уже изучена в синтаксономическом отношении (например, о классах Querco-Fagetea Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 37 или Vaccinio-Piceetea Br.-Bl. in Braun-Blanquet, Siss. et Vlieger 39), поэтому рассмотрение содержания новой книги мы дополним сравнительным анализом некоторых общих сторон трех цитированных продромусов, что во многом пояснит те объективные и субъективные сложности, которые мешают составлению обзоров типологического характера для более обширных регионов, чем территория одной небольшой европейской страны или ее части.

В коллективе авторов наряду с указанным J. Moravec участвовали E. Ba-

látová-Tuláčková, E. Hadač, S. Hejný, J. Jeník, J. Kolbek, K. Kopecký, F. Krahulec, Z. Kropáč, R. Neuhäusl, K. Rybníček, J. Vicherek.

Книгу открывает краткое «Предисловие» объемом менее трех страниц, написанное по-чешски и по-английски. В нем подчеркивается, что настоящая книга имеет природоохранную направленность и потому для каждой ассоциации, описанной в ней, специальными символами показана степень ее распространения (2 градации: редко и достаточно часто) и степень влияния на нее антропогенного пресса (4 градации — от почти полного исчезновения до отсутствия существенного влияния человека). Далее публикуется собственно продромус (с. 10—106), включающий перечень классов, порядков, союзов и ассоциаций с краткими экологическими характеристиками. Для союзов, кроме того, указаны диагностические виды без подразделения их на характерные и дифференциальные, что соответствует современным тенденциям развития флористических классификаций. После этого авторы дают (также на двух языках) краткое «Заключение», в котором приводят список 18 исчезающих ассоциаций и таблицу распределения ассоциаций по уже упомянутым градациям распространения и интенсивности воздействия антропогенного пресса.

Далее следуют алфавитные указатели диагностических видов, использованных для различения союзов, и включенных в продромус синтаксонов, что делает книгу очень удобным справочником.

Столь тщательная характеристика растительности в целях ее охраны в мировой практике, видимо, проведена впервые, что также является бесспорным достоинством книги и примером для подражания.

Рассмотрим особенности опубликованной синтаксономии. С самого начала подчеркнем, что она не может не отличаться от синтаксономии в ГДР или ПНР уже по причине чисто природных особенностей территории ЧСР. Так, естественно, в ЧСР отсутствуют классы приморских солончаковатых сообществ Cakiletea maritimae R. Tx. et Prsg 50, Ruppietea maritimae J. Tx. 1960 и появляется отсутствующий в ГДР и ПНР класс Crypsidetea aculeatae Vicherek 73, распространенный в условиях засоленных и сухих почв. В ряде случаев более южное положение ЧСР по отношению к ПНР и ГДР вызвало «синтаксономическое скольжение» и повышение ранга единиц сообществ, которые более разнообразны в условиях ЧСР. Так, ассоциация Scirpetum maritimi (Br.-Bl.) R. Tx. 37 из ПНР и ГДР в ЧСР явилась основой установления порядка Bolboschoenetalia maritimi Hejný in Holub et al. 1967,[1] союз Thero-Suaedion Br.-Bl. 31 стал самостоятельным классом Thero-Suaedetea Vicherek 73. Особенности растительности гор ЧСР были причиной установления ряда новых и чисто локальных классов, таких как Betulo carpaticae-Alnetea viridis Rejmanek im Huml et al. 79, Robinietea Jurko ex Hadac et Sofron 80.

Тем не менее сравнение синтаксономии в разных странах вполне возможно хотя бы для тех единиц, которые являются бесспорно общими для трех стран. Интересно оценить и общие параметры синтаксономии, т. е. число единиц разных рангов (табл. 1).

Несмотря на то что ЧСР меньше по площади, чем ГДР и тем более ПНР соответственно в 2 и 6 раз, число ассоциаций в синтаксономии ЧСР значи-

ТАБЛИЦА 1

Число синтаксонов разных рангов в продромусах ЧСР, ГДР и ПНР

	Синтаксономический ранг			
	классы	порядки	союзы	ассоциации
ЧСР	42	69	141	560
ГДР	53	81	164	498
ПНР	41	58	121	366

[1] Еще южнее разнообразие этих сообществ столь велико, что оказалось целесообразным использовать уровень класса Bolboschoenetea maritimi (R. Tx. 69) Vicherek et R. Tx. 69 (Голуб, 1983).

тельно больше, чем в ПНР и ГДР. О том, что синтаксономия в ПНР более интегрированная, было сказано в рецензии на монографию Matuszkiewicz (Миркин, Наумова, 1984). Вариация географических условий в ЧСР достаточно широкая (абсолютные отметки меняются от 310 до 1605 м), появляются отсутствующие в ГДР и ПНР местообитания с более выраженными засолением и периодом пересыхания в летний период, что увеличивает разнообразие экотопов; тем не менее совершенно очевидно, что объем ассоциаций у фитоценологов ЧСР очень мелкий.

Для многих классов в синтаксономии ЧСР указано значительно больше ассоциаций, чем в синтаксономиях ГДР и ПНР, например для классов Phragmiti-Magnocaricetea Klika in Klika et Novak 41, Scheuchzerio-Caricetea fuscae Tx. 37, Festuco-Brometea Br.-Bl. et Tx. 43, Querco-Fagetea Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 37, Isoëto-Nanojuncetea Br.-Bl. et Tx. 43, Oxycocco-Sphagnetea Br.-Bl. et Tx. 43, Mulgedio-Aconitetea Hadac et Klika in Klika et Hadač 44.

Однако возрастание числа ассоциаций в синтаксономии ЧСР произошло не за счет всех классов, так как в ряде их — Thlaspietea rotundifolii Br.-Bl. 48, Salicetea herbaceae Br.-Bl. 48, Littorelletea Br.-Bl. et Tx. 43 — больше ассоциаций в продромусе ГДР, а в классе Vaccinio-Piceetea Br.-Bl. et Braun-Blanquet, Siss. et Vlieger 39 больше ассоциаций указано для ПНР, последнее связано с более широкой вариацией сообществ в пределах класса.

Представляет интерес анализ содержания классов, т. е. оценка расхождений их состава в разных синтаксономиях. Особенно интересен состав ассоциаций как исходных и потому наиболее важных звеньев синтаксономической иерархии. Такой анализ мы выполнили выборочно для нескольких классов, и он дал следующий результат. В классе Molinio-Arrhenatheretea Tüxen 37 во всех трех продромусах указаны 102 ассоциации, а общих для всех стран — всего 6, т. е. 5.9 %, аналогично в классе Chenopodietea Oberd. 57 em. Lohm., J. et R. Tx. 61 всего 66 ассоциаций, общих — 4, т. е. 6.6 %, в классе Secalietea Br.-Bl. 51 всего 25 ассоциаций, общих — 2, что составляет 8 % от общего числа ассоциаций, в классе Festuco-Brometea Br.-Bl. et Tüxen 43 указано 110 ассоциаций, общих — 0 (!).

Таким образом, даже в странах Центральной Европы специфика географических условий и особенности синтаксономического мышления национальных школ столь существенны, что ассоциации повторяются крайне редко.

Опубликованные Moravec списки диагностических видов для союзов позволяют сравнивать критерии, которыми руководствуются фитосоциологи в ЧСР и ПНР (в продромусе Schubert таких данных нет). Мы проанализировали данные о числе диагностических видов для различения тех 54 союзов, которые являются бесспорно общими для растительности ЧСР и ПНР. В табл. 2 приведены такие данные для 25 союзов. Анализ показал, что диагностические комбинации у большинства союзов различаются очень сильно. Свыше 50 % общих видов только у двух союзов, 49—30 — у 11, 29—20 — 12, 20—10 — 18 и менее 10 % сходных видов у 5 союзов. Отсутствуют общие виды у 6 союзов.

Таким образом, один и тот же союз (а тем более и порядок и класс; о различиях классов см.: Миркин и др., 1984), имея сходное экологическое содержание в разных и даже рядом расположенных районах, может выделяться по разным диагностическим комбинациям видов.

Какие же выводы может сделать советский читатель (особенно интересующийся методом Браун-Бланке) из результатов анализа синтаксономии ЧСР и ее сравнения с аналогичными классификациями растительности ГДР и ПНР?

Во-первых, в ЧСР проявляется тенденция к чрезмерно дробному пониманию ассоциации, которую Г. Вальтер (1982), заслуженно названный Т. А. Работновым (1984) выдающимся экологом нашего времени, весьма правильно определил как «крайний перфекционизм». Moravec иллюстрирует критические высказывания Вальтера (1982) о замене ранга ассоциации рангом союза (в силу слишком большого числа мелких ассоциаций) — появились новые союзы Caricion gracilis Neuhäusl 59 em. Balátová-Tuláčková 63, Caricion rostratae Balátová-Tuláčková 63, Phalaridion arundinaceae Kopecky 61, Alopecurion pratensis Passarge 64 и т. д., которые в прочих синтаксономических схемах являлись ассоциациями. Этот оттенок крайнего перфекционизма не должны восприни-

ТАБЛИЦА 2

Степень сходства диагностических комбинаций видов, используемых для идентификации союзов в классификациях растительности ЧСР и ПНР

Союз	Число диагностических видов		Число общих видов	
	ЧСР	ПНР	абсолютное	процент
Sphagno-Utricularion	6	5	5	83
Sparganio-Glycerion fluitantis	17	10	9	50
Oxycocco-Empetrion hermaphroditi	6	7	4	44
Sambuco-Salicion capreae	6	4	3	43
Atropion bella-donnae	9	5	4	40
Lemnion minoris	8	3	3	38
Thero-Airion	6	9	4	36
Magnocaricion elatae	13	23	8	29
Cystopteridion	5	4	2	29
Nardion	17	13	6	25
Nymphaeion albae	11	5	3	23
Nanocyperion flavescentis	5	6	2	22
Caricion davallianae	17	22	7	22
Rhynchosporion albae	11	6	3	21
Trifolion medii	7	5	2	20
Salicion albae	21	10	5	19
Alnion glutinosae	25	16	6	17
Quercion pubescenti-petraeae	34	18	6	13
Potentillion caulescentis	5	6	1	10
Caucalion lappulae	18	7	2	9
Erico-Pinion	10	7	1	6
Androsacion alpinae	6	7	0	0
Galio-Alliarion	13	3	0	0
Elatini-Eleocharition ovatae	19	11	0	0
Cardamino-Montion	11	7	0	0

мать советские фитоценологи, поскольку территория нашей страны очень велика и целесообразно придерживаться более крупного понимания союза, такого как у Matuszkiewicz.

Во-вторых, следует творчески подходить к использованию для синтаксономического анализа растительности СССР списков диагностических видов, которые уже составлены для ряда европейских стран. В разных районах одна и та же единица может иметь разный состав диагностических видов, его следует выявить в ходе индуктивных обработок, а не «навязывать» растительности сверху.

В-третьих, выполненный анализ показывает, что ассоциации, исключая некоторые классы растительности экстразонального характера (Phragmitetea Tx. et Prsg. 42), в нашей стране даже в европейской ее части всегда будут новыми, и потому советским фитоценологам и не стоит тратить время на бесцельный поиск их копий и тем более «втискивать» сообщества более континентального климата в ассоциации Центральной Европы (это особенно опасно, если используются только их названия без детального сопоставления флористического состава). В то же время высшие единицы сложившейся синтаксономической иерархии в ряде случаев (но далеко не во всех!) могут быть приняты и советскими исследователями, однако при соответствующей корректировке списков диагностических видов.

Несмотря на высказанные возражения по поводу крайнего перфекционизма, работа фитосоциологов из ЧСР заслуживает самой высокой оценки и будет полезна для геоботаников СССР. Следует отметить, что на основе опубликованной синтаксономии в ЧСР начат выпуск библиографических указателей по отдельным классам (см., например, «Bibliographia syntaxonomica. . .», 1983). К моменту написания этой рецензии вышли библиографические указатели по 7 классам. Это позволяет легко ориентироваться в литературе по любому синтаксону и обеспечивает высокую степень преемственности исследований и коллегиальности в выработке синтаксономических решений, что является одной из особенностей методологии и метода Браун-Бланке.

ЛИТЕРАТУРА

Вальтер Г. Общая геоботаника. М.: Мир, 1982. 261 с. — *Голуб В. Б.* Опыт флористической классификации травяных сообществ Волго-Ахтубинской поймы и дельты Волги. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1983, т. 88, вып. 2, с. 83—94. — *Миркин Б. М.*, *Коротков К. О.*, *Морозова О. В.*, *Наумова Л. Г.* Что такое класс в системе Браун-Бланке? — Бюл. МОИП, отд. биол., 1984, т. 89, вып. 3, с. 69—79. — *Миркин Б. М.*, *Наумова Л. Г.* Рец.: *В. Матушкевич.* Руководство для определения растительных сообществ Польши. 1981. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 1, с. 110—113. — *Работнов Т. А.* Рец.: *Г. Вальтер.* Исповедь эколога. Пережитое за восемь десятилетий и исследовательские путешествия во все части земного шара. 1982. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 7, с. 984—987. — *Bibliographia* syntaxonomica Čechoslovaca. Vol. 3. Phragmiti-Magnocaricetea / Ed. Neuhäusova Z. Botanicky ustav ČSAV, Prahy, 1983, 65 p. — *Matuszkiewicz W.* Przewodnik do oznaczania zbirowisk roślinnich Polski. Warszawa, 1981. 298 p. — *Rothmaler W.* Exkursionsflora für die Gebiete der DDR und der BRD, Kritischer Band. Berlin: Volk und Wissen Volkseigener Verlag, 1976. 812 p.

Б. М. Миркин, *А. И. Соломещ.*

Башкирский государственный университет,
Институт биологии Башкирского филиала АН СССР,
Уфа.

Получено 15 X 1984.

УКАЗАТЕЛЬ «БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА», т. 70 (1985)

Обзорные статьи

	№	Стр.
Баранова М. А. Классификации морфологических типов устьиц	12	1585
Васильев А. Е. О примитивных чертах организации грибной клетки и происхождении эвкариотов	9	1145
Демьянова Е. И. Распространение гинодиэции у цветковых растений	10	1289
Масюк Н. П. О типах морфологической структуры тела водорослей и основных направлениях их эволюции	8	1000

Оригинальные статьи

Аскерова Р. К. Таксономическое значение некоторых макроморфологических и кариологических признаков подсемейства *Cichorioideae* (*Asteraceae*)	2	163
Баранова М. В. Ультраструктура палинодермы и морфологические типы пыльцевых зерен рода *Lilium* (*Liliaceae*)	3	297
Барыкина Р. П., Гуленкова М. А. Онтоморфогенез, анатомия и природа листовидных органов *Asparagus sprengeri* (*Asparagaceae*)	3	322
Бедошвили Д. О. Опыт классификации альпийских лугов Кавказа с использованием групп сопряженных видов (на примере района Казбеги)	12	1605
Благовещенская Н. В. Опыт сопоставления возраста болот и голоценовой истории растительности Ульяновского Предволжья и сопредельных территорий	11	1452
Василевич В. И. Классификация сероольшатников северо-запада европейской части РСФСР	6	731
Василевич В. И. О методах классификации растительности	12	1596
Васильченко И. Т. Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР в дни Великой Отечественной войны 1941—1945 гг. (передовая статья)	5	577
Войтенко В. Ф., Опарина С. Н. Гетерокарпия в семействе *Boraginaceae*	7	865
Габараева Н. И. Развитие спор у *Psilotum nudum* (*Psilotaceae*): изменение цитоплазмы и клеточных органелл в метафазе и телофазе I мейоза	4	441
Гамалей Ю. В. Вариации кранц-анатомии у растений пустынь Гоби и Каракумы	10	1302
Дидух Я. П. Систематика и история развития бука и буковых лесов Горного Крыма	8	1040
Дидух Я. П. Флора, фитоценотическая характеристика и динамика буковых лесов Горного Крыма	9	1157
Долуденко М. П., Костина Е. И. *Schizolepis fanica* — мезозойский представитель семейства *Pinaceae*	4	464
Домрачева Л. И., Штина Э. А. Структура группировок водорослей при «цветении» почвы	2	180
Железкова Е. В. Строение оболочки мегаспор *Pleuromeia rossica* (*Lycopodiophyta*) из нижнего триаса Ярославской области	4	472
Ипатов В. С., Кирикова Л. А. К вопросу о континууме и дискретности растительного покрова	7	885
Камелина О. П., Проскурина О. Б. К эмбриологии *Stegnosperma halimifolium* (*Stegnospermataceae*). Распределение эмбриологических признаков в порядке *Caryophyllales*	6	721
Квачакидзе Р. К. О некоторых аспектах классификации горных лесов Грузии	10	1315
Кислюк И. М., Шейнина Г. А. Исследование фотосинтеза травянистых растений Арктики и таежной зоны (с применением полиномиальной регрессии)	2	169
Климишин А. С. Структура ценопопуляций *Luzula sylvatica* (*Juncaceae*) в растительных сообществах Украинских Карпат	8	1031
Кобак К. И., Кондрашева Н. Ю. Антропогенные воздействия на лесные экосистемы и роль этих воздействий в глобальном углеродном цикле	3	305
Кожевников Ю. П. О ландшафтно-экологическом подходе к сравнительному анализу флор (на примере двух конкретных флор Чукотки)	3	314
Колаковский А. А. Типы плодов у колокольчиковых (*Campanulaceae*)	1	3

Макрый Т. В. Эпифитные лишайники Байкальского хребта 11 1441
Милашвили Т. Р., Гамалей Ю. В. Структура пластидного аппарата в суккулентных листьях с разной анатомической организацией 5 580
Милкина Л. И. Мезоструктура коренного лесного покрова бассейна р. Прут (Украинские Карпаты) и закономерности ее формирования 9 1167
Никольская Н. И. Закономерности в распределении растительности солончаков на территории степной и пустынной областей в пределах СССР 3 332
Отнюкова Т. Н. Экология и фитоценология некоторых синузий мхов в напочвенном покрове лесов Муйской котловины (зона БАМа) 11 1465
Перестенко Л. П. О жизненных циклах у *Rhodophyta* 6 761
Петровский В. В. Очерк растительности острова Врангеля 6 742
Поспелова Е. Б., Васильевская В. Д. Первичная продуктивность тундр Таймыра 2 188
Самойлов Ю. И., Тархова Т. Н. Анализ сукцессионной мозаики напочвенного покрова с использованием марковских моделей 1 12
Старостина К. Ф. Фотосинтез неморальных трав в ельнике кисличнощитовниковом 10 1323
Тахтаджян А. Л., Мейер Н. Р., Косенко В. Н. Морфология пыльцы и классификация семейства *Rafflesiaceae* s. l. 2 153
Ходачек Е. А. Запас семян в почвах тундр Таймыра и полярных пустынь Северной Земли 7 896
Хохряков А. П., Мазуренко М. Т. Геофилия как один из основных путей экологической эволюции биоморф растений в Арктике и субарктических высокогорьях 7 876
Шаландина В. Т. Влияние хозяйственной деятельности человека на растительный покров Татарии 6 752
Шеляг-Сосонко Ю. Р., Андриенко Т. Л., Осычнюк В. В., Дубына Д. В. Основные тенденции антропогенных изменений растительности Украины . . . 4 451
Шилкина И. А., Долуденко М. П. *Frenelopsis* и *Cryptomeria* — доминанты позднеальбской флоры Украины 8 1019
Шушуева М. Г. Почвенные водоросли в биогеоценозах степной зоны Северного Казахстана 1 23

Сообщения

Аболинь А. А. *Polytrichum strictum* (*Polytrichaceae*) — самостоятельный вид или модификант P. juniperinum? 11 1503
Абражко М. А. О влиянии азотных удобрений на распределение и фракционный состав корней *Picea abies* (*Pinaceae*) 2 250
Агапова Н. Д. Что такое *Ornithogalum melancholicum* (*Liliaceae*)? 11 1481
Анисимова И. Н., Гаврилюк И. П. Гелиантинин и гомологичные ему белки в семействе *Asteraceae* 8 1092
Басаргин Д. Д. Таксономия двух видов рода *Saussurea* (*Asteraceae*) Камчатской области 5 596
Батыгина Т. Б., Шамров И. И. Сравнительная эмбриология порядков *Nymphaeales* и *Nelumbonales* и вопросы их систематики и филогении 3 368
Батыгина Т. Б., Шевцова Г. Г. Метаморфоз в онтогенезе орхидных (на примере *Cymbidium hybridum*, *Orchidaceae*) 12 1614
Бедошвили Д. О. Группы сопряженных видов в растительных сообществах альпийских лугов района Казбеги (Центральный Кавказ) 11 1523
Белая Г. А. Интенсивность транспирации и содержание воды в различных органах растений Сахалина 4 507
Белая Г. А. Некоторые показатели водного режима крупнотравья острова Сахалин 6 824
Беляев А. А. Новые данные об анатомическом строении семенной кожуры и ультраструктуре поверхности семян двух представителей рода *Pentaphragma* (*Campanulaceae*) 7 955
Беляева Л. Е., Фурса Н. С. Развитие семени у *Alliaria officinalis* (*Brassicaceae*) 1 103
Бойко Э. В. К систематике *Artemisia aurata* и *Artemisia palustris* (*Asteraceae*) 7 923
Борисовская Г. М. Анатомическое строение листа некоторых видов рода *Saxifraga* (*Saxifragaceae*) тундры 12 1629
Босек П. З. О распространении видов семейства *Orchidaceae* в Брянской области 8 1097
Боч М. С., Кузьмина Е. О. О сфагновых мхах Северо-Запада РСФСР 10 1337
Бочанцева В. В. О роде *Sameraria* (*Brassicaceae*) 11 1484
Вайнагий И. В. Всхожесть и энергия прорастания семян *Nardus stricta* (*Poaceae*) из Украинских Карпат 9 1215
Вахтина Л. И., Кудряшова Г. Л. Кариосистематическое исследование некоторых видов секции *Codonoprasum* рода *Allium* (*Alliaceae*) 1 76
Вехов Н. В., Кулиев А. Н. Высшие водные растения западных предгорий Северного Тимана 6 786
Гельдиханов А. М. Заметки о видах рода *Torilis* (*Apiaceae*) флоры Туркмении 12 1644
Глаголева Н. Г., Земскова Е. А. Новые данные о числах хромосом и ареалах двух крымских видов секции *Empedoclea* roda *Sideritis* (*Lamiaceae*) . . . 5 674
Голуб В. Б., Пилипенко В. Н. К особенностям географического размещения видов поемных местоположений долины Нижней Волги 11 1538

Голубев В. Н., Волокитин Ю. С. К антэкологии анемофильных растений можжевелово-дубовых лесов южного берега Крыма 10 1393
Горышина Т. К., Драшкович Р. М., Киселева Т. М. О фотосинтетическом аппарате кислицы обыкновенной *Oxalis acetosella* (*Oxalidaceae*) в буковом и еловом лесах 9 1232
Горышина Т. К., Драшкович Р. М., Сёке З. А. Сравнительная характеристика фотосинтеза травянистых растений листопадных лесов Центральной и Восточной Европы 5 654
Гриф В. Г., Черепанов С. К., Валович Е. М., Беляева Н. Н. Биосистематика некоторых видов рода *Trillium* (*Trilliaceae*), произрастающих в СССР 9 1177
Грунина Л. К. О некоторых путях адаптации тундровых растений к дефициту азота 8 1112
Гурьев Н. В. Остатки двух видов рода *Lindera* (*Lauraceae*) из среднесарматских отложений близ г. Крымска (Северный Кавказ) 3 350
Гусляков Н. Е. О морфологии панцирей некоторых представителей рода *Amphora* (*Bacillariophyta*) из Черного моря 11 1478
Деева Н. М. Запасы фитомассы лесных сообществ северо-западной части плато Путорана 1 54
Драгунова Е. В. Ультраструктура интегументов семяпочки *Geranium gracile* (*Geraniaceae*) 10 1334
Дюрягина Г. П., Иванова М. М. Характеристика ценопопуляций редких видов флоры Бурятии 11 1529
Евдокимова Р. М. Рост и интенсивность дыхания побегов *Oxycoccus palustris* (*Ericaceae*) 9 1237
Егги Э. Э., Гаврилюк И. П. Иммунохимическая специфичность вицилино- и легуминоподобных белков в связи с эволюцией и систематикой семейства *Fabaceae* 7 929
Жиляев Г. Г. Ценопопуляции компонентов сообщества блока Ulmarietum centaureosum, в Карпатах 3 378
Жукова П. Г., Петровский В. В. Цитотаксономическое исследование видов рода *Papaver* (*Papaveraceae*) северо-востока Азии 3 362
Жукова П. Г., Петровский В. В. Цитотаксономические исследования некоторых видов рода *Potentilla* (*Rosaceae*) из северной Азии 8 1070
Завадская И. Г., Антропова Т. А. Влияние предварительного обезвоживания на репарацию подавленного нагревом движения протоплазмы клеток листьев высших растений 5 641
Закорко Н. Г. Анатомические особенности черешка представителей семейства *Ulmaceae* s. str. 12 1621
Здруйковская-Рихтер А. И. Рост и дифференцировка изолированных зародышей бобовых растений in vitro 10 1355
Зеленчук А. Т. Особенности семенного размножения и возобновления *Carlina onopordifolia* (*Asteraceae*) в условиях Западной Подолии 4 500
Земскова Е. А., Улле З. Г. Кариологическое изучение трех видов рода *Lotus* (*Fabaceae*) 5 672
Зуев В. В. К систематике сибирских представителей рода *Gentiana* s. l. (*Gentianaceae*) 7 916
Зятьков Л. Л., Сова Т. В. Случай фасциации у *Cotinus coggigria* (*Anacardiaceae*) 8 1082
Иванова Т. И., Васьковский М. Д., Владимиров В. К. Сезонные изменения дыхания травянистых растений острова Врангеля 12 1675
Ивченко И. С., Козьяков А. С. О произрастании монтанного вида *Rubus hirtus* (*Rosaceae*) в Украинском Полесье 5 659
Ипатов В. С. Некоторые представления Л. Г. Раменского о пространственных закономерностях растительного покрова 1 59
Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Статистический анализ квантованности растительного покрова 2 255
Каменцева И. Е. Теплоустойчивость клеток весенних и летних листьев некоторых видов рода *Pulmonaria* (*Boraginaceae*) 1 97
Караева Н. И., Джафарова С. К. К морфологии *Coscinodiscus granii* (*Bacillariophyta*) 8 1078
Кобанова Г. И., Обухова Н. И. Современное состояние фитопланктона предплотинной части Иркутского водохранилища 6 791
Козыренко Т. Ф., Парамонова Н. П., Хондкариан С. О. О первой находке сарматской диатомовой флоры в Закаспии 1 42
Косенко В. Н. Палиноморфология представителей семейства *Punicaceae* 1 39
Косицин А. В., Алексеева-Попова Н. В., Игошина Т. И. Внутрипопуляционная изменчивость металлоустойчивости в некоторых южноуральских популяциях *Aster alpinus* (*Asteraceae*) 8 1084
Кричфалуший В. В., Свешникова Л. И. Сравнительно-кариологическое исследование природных популяций *Narcissus angustifolius* (*Amaryllidaceae*) Украинских Карпат 6 806
Куваев В. Б., Стецура Н. Н. Горные моховые лиственничники в Зейском государственном заповеднике (хребет Тукурингра) 2 221
Кузьмин Ю. И., Корельская В. М. Естественное формирование растительности на техногенных наносах в условиях Крайнего Севера 6 831
Лавренко А. Н., Сердитов Н. П. Кариосистематическое исследование пред-

ставителей семейств *Ranunculaceae* и *Paeoniaceae* на северо-востоке европейской части СССР 10 1346
Лайвиньш М. Я. Черноольховые лесные сообщества (Carici elongatae — Alnetum Koch 1926) озерных островов Латвии 9 1199
Ландсберг Г. С. Развитие нормальных и аномальных плодов некоторых корифоидных пальм (*Coryphoideae*, *Arecaceae*) 11 1499
Лосева Э. И., Шешукова-Порецкая В. С. Об идентичности *Melosira albicans* и спор *Detonula confervaceae* (*Bacillariophyta*) 7 945
Лубягина Н. П. Эколого-биологическая характеристика *Trollius asiaticus* (*Ranunculaceae*) 12 1653
Лукьянова Л. М., Булычева Т. М. О температурной зависимости наблюдаемого фотосинтеза растений Хибин при различной освещенности 12 1683
Лунева Н. Н. О таксономическом положении *Prunus caspica* (*Rosaceae*) из Восточного Закавказья 11 1487
Лупикина Е. Г., Макарова И. В. Новые данные о структуре панциря двух представителей рода *Campylodiscus* (*Bacillariophyta*) из верхнеплейстоценовых отложений долины р. Пахчи (Центральная Камчатская депрессия) 2 206
Лынов Ю. С. Сезонное развитие растений в среднегорье и высокогорье Западного Тянь-Шаня: факторы и темпы 8 1101
Макарова И. В. О морфологии и таксономии двух видов рода *Coscinodiscus* (*Bacillariophyta*) 1 51
Марина Л. В. Сравнительный анализ экологической структуры флор речных бассейнов (Восточной Алтай) 12 1658
Матвеева Н. В., Заноха Л. Л. О флоре и растительности острова Сибирякова 5 616
Мовчан Я. И., Осычнюк В. В. Динамика почвенного запаса семян и всходов в степных фитоценозах 2 232
Мотекайтите В. П. О рудеральных ассоциациях союзов Arction lappae и Aegopodion podagrariae Северной Литвы 12 1664
Намзалов Б. Б. Закономерности распределения растительности по южному макросклону нагорья Сангилен в Тувинской АССР 10 1385
Науменко Ю. В. Структура фитопланктона Средней Оби 10 1381
Науялис И. И. Особенности роста плаунов в лишайниковых сосняках Литвы 5 632
Нешатаев В. Ю. Некоторые ассоциации заболоченных сосняков Ленинградской области 10 1362
Нешатаев Ю. Н., Нешатаева В. Ю. Закономерности размещения сообществ *Pinus pumila* (*Pinaceae*) в Кроноцком государственном заповеднике . . . 3 382
Никифорова О. Д. Система рода *Vicia* (*Fabaceae*) в Сибири 5 694
Новрузов В. С., Онипченко В. Г. К лихенофлоре горно-лугового пояса Тебердинского государственного заповедника 6 799
Нурушева А. М., Машанский В. Ф. Ультраструктура *Coccomyxa peltigera* — фикобионта *Peltigera aphthosa* (*Peltigeraceae*) в воздушно-сухом и увлажненном состояниях 9 1196
Оганесян М. Э. Особенности строения семян родов *Campanula* и *Symphyandra* (*Campanulaceae*) 7 947
Остроумова Т. А. Структура эпидермы листа некоторых видов рода *Elaeosticta* (*Umbelliferae*) 12 1625
Отнюкова Т. Н. Экология некоторых видов мхов напочвенного покрова в лесах Муйской котловины (зона БАМа) 10 1373
Панченко Т. М. Продуктивность кедрового стланика в фитоценозах юга Магаданской области 1 67
Папченков В. Г. К изучению сезонной динамики накопления растительной массы гелофитов 2 208
Парибок Т. А., Сазыкина Н. А., Золотарева Б. Н., Топорский В. Н. Содержание химических элементов в разновозрастных частях побегов напочвенных мхов 2 241
Патриевская Г. Ф. Флуктуация режимов среды и инвазия новых видов в сообщества ельника сфагново-черничного 7 937
Печенюк Е. В. О цветении рясковых (*Lemnaceae*) в Хоперском государственном заповеднике 8 1066
Пименов М. Г. Строение плодов и таксономическое положение *Peucedanum salinum* (*Umbelliferae*) 11 1492
Погосян А. И. Цитотаксономическое исследование *Allium derderianum* (*Alliaceae*) 3 356
Попова Т. Н., Землкова Е. А. К кариосистематике рода *Onosma* (*Boraginaceae*) 2 199
Проскурин К. П. Четвертичные флоры Зауралья 3 341
Проценко М. А. Изменение ультраструктуры и процесса биосинтеза стенки клетки клубня *Solanum tuberosum* (*Solanaceae*) при внедрении *Phytophthora infestans* 6 771
Ростова Н. С., Сальникова Л. И. Факторный анализ морфологических и анатомических признаков органов *Sorbus aucuparia*, *S. gorodkovii* и *S. sibirica* (*Rosaceae*) 11 1516
Салахова Г. Б. Аномальные цветки у *Rumex confertus* (*Polygonaceae*) 11 1511
Сатарова Т. Н. Развитие семяпочки и зародышевого мешка у *Streptopus amplexifolius* (*Asparagaceae*) 3 373

Семихатова О. А., Лепна Г. Д., Юдина О. С., Иванова Т. И. Реакция темнового газообмена листьев на высокую температуру	6	814
Сёмкин Б. И., Комарова Т. А. Использование мер включения при изучении вторичных сукцессий (на примере послепожарных сообществ южного Сихотэ-Алиня)	1	89
Соколова М. В. Сравнение географической структуры конкретных флор Таймыра из тундровой зоны (арктическая Средняя Сибирь)	9	1224
Тагаев И. У. Заметки о некоторых среднеазиатских представителях рода *Scorzonera* (*Asteraceae*)	8	1057
Талалуева Л. В. Особенности анатомического строения коры стебля некоторых видов рода *Betula* (*Betulaceae*)	4	490
Тарасевич В. Ф. Палиноморфология некоторых видов рода *Cyperus* (*Cyperaceae*)	1	33
Теплякова Т. Е. Род *Asarum* и его положение в семействе *Aristolochiaceae*	8	1051
Ткачик В. П. Высотное распределение географических элементов дендрофлоры Украинских Карпат	7	926
Туганаев В. В., Киреева Т. Б. Состав и структура агрофитоценозов средней Камы в конце 1-го и начале 2-го тысячелетий н. э.	1	63
Ульянова Т. Н. Видовой состав основных сорно-полевых растений флоры советского Дальнего Востока	4	482
Урусов В. М. О видовой обособленности *Acer tschonoskii* и *Acer komarovii* (*Aceraceae*)	5	666
Федорончук Н. М., Савицкий В. Д. Палиноморфологическое изучение украинских видов рода *Crataegus* (*Rosaceae*)	9	1190
Фрейдлинг А. В. Зарастание и продукция макрофитов ряда малых озер южной Карелии	7	957
Хайлов К. М., Фирсов Ю. К. Расчет величины ассимиляционной поверхности *Sargassum miyabei* (*Sargassaceae*) на разных уровнях организации	2	215
Хамдамов И. Х. Структурные особенности вегетативных органов *Artemisia halophila* (*Asteraceae*)	4	496
Хмелев К. Ф., Попова Н. Н. Редкие виды мохообразных Воронежской области	9	1208
Хохряков А. П. Эндемизм флоры северной Охотии	6	777
Храмова Е. Л. Морфология пыльцевых зерен рода *Coptis* (*Ranunculaceae*)	11	1495
Цукерваник Т. И. Система рода *Lagochilus* (*Lamiaceae*)	9	1183
Цыренова Д. Ю. *Geranium erianthum* (*Geraniaceae*) и близкие к нему виды	4	476
Цыренова Д. Ю. Род *Geranium* (*Geraniaceae*) во флоре советского Дальнего Востока	12	1636
Чан Динь Дай, Яковлев Г. П. Конспект видов рода *Canarium* (*Burseraceae*) во флоре Вьетнама	6	782
Чаплыгина О. Я. О двух видах рода *Bracteacoccus* (*Chlorophyta*, *Chlorococcales*), выделенных из почв СССР	5	611
Чукавина А. П. Особенности флоры и растительности соляной горы Ходжамумин (Южный Таджикистан)	5	624
Шаркова В. Е., Семихатова О. А., Васильев А. Е. Роль фенольных соединений в газообмене листьев при повреждающей клетки высокой температуре	5	588
Швиденко А. И. Ареал *Abies alba* (*Pinaceae*) на юго-западе СССР	6	802
Шемберг М. А. Изменчивость морфологических признаков и таксономическое положение *Betula kamtschatica* (*Betulaceae*)	8	1061
Шутов В. В. Влияние экологических факторов на урожайность *Vaccinium myrtiillus* и *Oxycoccus palustris* (*Ericaceae*)	12	1647
Ющенкова Л. Н. О реакции *Festuca altissima* (*Poaceae*) и *Luzula pilosa* (*Juncaceae*) на условия азотного питания и конкуренции	5	648
Яковлев Г. П., Связева О. А. О некоторых видах рода *Caragana* (*Fabaceae*)	7	909

Новые таксоны

Алексеев Е. Б. Новые таксоны и типификация овсяниц (*Festuca*, *Poaceae*) Боливии	9	1241
Аскерова Р. К. *Zuvanda* — новый род семейства *Brassicaceae*	4	522
Бочанцев В. П. Новый вид рода *Ungernia* (*Amaryllidaceae*) из Бадхыза	11	1545
Бугаев Н. Н. Формы *Sorbus tianschanica* (*Rosaceae*) в восточной части Приисыккулья	11	1565
Виноградова В. М., Санчир Ч. Новый вид рода *Seseli* (*Apiaceae*) из Центральной Азии	7	965
Вышин И. Б., Харкевич С. С. Два новых вида (*Salix sichotensis* — *Salicaceae*, *Chrysosplenium schagae* — *Saxifragaceae*) из Северного Сихотэ-Алиня	8	1120
Габриэлян Э. Ц., Тонян Ц. Р. Новый вид *Centaurea takhtajanii* (*Asteraceae*) из Армении	4	515
Гельдиханов А. М. Новые таксоны рода *Bunium* (*Apiaceae*) из Туркмении	11	1558
Егорова Т. В. Новые таксоны рода *Carex* (*Cyperaceae*)	11	1549
Зуев В. В. Новый вид рода *Gentianella* (*Gentianaceae*) из Сибири	10	1400
Камелин Р. В., Раенко Л. М. Новые таксоны семейства *Boraginaceae* из Туркмении	8	1117
Касумова Т. А. Новый вид рода *Crataegus* (*Rosaceae*) из Азербайджана	2	266
Красноборов И. М., Азовцев Г. Р., Орлов В. П. Новый вид рода *Hedysarum* (*Fabaceae*) из Южной Сибири	7	968

Курбанов Д. К. Новый вид рода *Corydalis* (*Fumariaceae*) из Туркмении . . . 6 837
Ломоносова М. Н., Ханминчун В. М. Новый вид рода *Delphinium* (*Ranunculaceae*) из Тувинской АССР . . . 1 111
Мардалейшвили Т. К. Новые таксоны высших растений Грузии. 2 262
Михайлов В. И. Новый и редкие виды рода *Nitzschia* Hass. (*Bacillariophyta*) в устье реки Ямы (Магаданская обл.) . . . 10 1403
Михеев А. Д. Новый вид рода *Anthemis* (*Asteraceae*) из Южного Карабаха . . . 9 1258
Непомнящая О. А. Новый вид рода *Adoxa* (*Adoxaceae*) с островов Кунашир и Сахалин . . . 4 524
Нят-Май. Новый позднетриасовый папоротник из Северного Вьетнама 11 1546
Петровский В. В. Три новых вида рода *Papaver* (*Papaveraceae*) с северо-востока Азии . . . 1 113
Пешкова Г. А. Новые виды рода *Leymus* (*Poaceae*) из Сибири . . . 11 1554
Пименов М. Г., Лаврова Т. В. *Magadania* — новый род семейства *Umbelliferae*, эндемичный для Северо-Восточной Азии . . . 4 528
Пратов У. Три новых вида рода *Climacoptera* (*Chenopodiaceae*) из Ирана . . . 5 681
Тахтаджян А. Л. Три новых семейства цветковых растений . . . 12 1691
Фризен Н. В. Новый вид *Allium vodopjanovae* (*Alliaceae*) из Южной Сибири и Монголии . . . 9 1247
Фролов Ю. М. Новый вид рода *Symphytum* (*Boraginaceae*) с Кавказа 4 533
Ха Тхи Зунг, Грушвицкий И. В. Новый вид рода *Panax* (*Araliaceae*) из Вьетнама 4 518
Халкузиев П. Новые виды родов *Eremurus* (*Liliaceae*) и *Tetradiclis* (*Zygophyllaceae*) из Средней Азии . . . 11 1568
Халкузиев П. Новый вид рода *Juno* (*Iridaceae*) из Северного Памиро-Алая 12 1693
Цвелев Н. Н. Три новых вида рода *Eriocaulon* (*Eriocaulaceae*) с Дальнего Востока . . . 3 390
Цукерваник Т. И. Новый вид рода *Lagochilus* (*Lamiaceae*) из Средней Азии . . . 6 836
Цыренова Д. Ю. О секции *Striata* рода *Geranium* (*Geraniaceae*) . . . 9 1255
Штефырца А. Г. Новые виды родов *Clematis* (*Ranunculaceae*) и *Marsdenia* (*Asclepiadaceae*) в раннесарматской флоре Бурсука (Молдавия) . . . 5 677
Юрцев Б. А. Конспект системы и новые таксоны секции *Arctobia* рода *Oxytropis* (*Fadaceae*) . . . 3 394

Флористические находки

Борзова Л. М., Клычкова Т. В., Пробатова Н. С., Семкин Б. И., Харкевич С. С. Повторное открытие редчайшего вида *Dimeria neglecta* (*Poaceae*) в Приморском крае . . . 9 1261
Вышин И. Б. Новые редкие виды сосудистых растений Сихотэ-Алиня 6 838
Голубев В. Н., Сазонов А. В., Ена А. В. Находка *Cheilanthes pteridioides* (Sinopteridaceae) в Крыму . . . 6 847
Дулепова Б. И., Уманская Н. В., Филиппов В. Г. Флористические находки в Даурской лесостепи . . . 2 271
Игнатов М. С., Макаров В. В. Дополнение к адвентивной флоре Московской области . . . 6 849
Кизене Б. П. Редкие злаки (*Poaceae*) в Приозерье Друкшяй (Литовская ССР) 4 539
Ковтонюк Н. К. Новый для флоры Сибири вид *Juncus tenuis* (*Juncaceae*). . . . 10 1416
Кожевников А. Е. *Carex tegulata* (*Cyperaceae*) — новый вид для флоры СССР 2 272
Курбанов Д. К. Новинки флоры Кюрендага и других низкогорий северо-западного Копетдага . . . 4 544
Курбанов Д. К. Новинки флоры Кюрендага и других низкогорий северо-западного Копетдага . . . 5 686
Макрый Т. В. Редкие и новые для Азии и СССР лишайники из Прибайкалья 10 1407
Мельникова А. Б. Новые и редкие для Приамурья виды из Большехехцирского государственного заповедника . . . 4 541
Мотекайтите В. П. О местонахождении новых и редких для Литовской ССР рудеральных видов . . . 4 535
Мотекайтите В. П. О новых и редких рудеральных видах Литовской ССР 10 1410
Папченков В. Г. Новые и редкие виды растений для автономных республик Среднего Поволжья . . . 12 1696
Пименов М. Г., Коркишко Р. И., Клюйков Е. В. Новый для флоры СССР род *Streptolirion* (*Commelinaceae*) . . . 3 398
Пузырев А. Н. Дополнение к адвентивной флоре Удмуртии . . . 2 268
Пузырев А. Н. О новых и редких адвентивных видах семейства *Poaceae* в Удмуртии . . . 1 118
Свириденко Б. Ф., Свириденко Т. В. Новые и редкие для флоры Северного Казахстана виды цветковых гидрофитов . . . 11 1572
Старченко В. М., Бойко Э. В. Материалы к флоре и растительности верхнего Амура . . . 6 843
Тимохина С. А. Дополнение к флоре хребта Восточный Танну-Ола (Тувинская АССР) . . . 5 684
Федина Л. А. Дополнение к флоре сосудистых растений Уссурийского заповедника им. В. Л. Комарова . . . 11 1571
Фризен Н. В., Намзалов Б. Б. О редком алтайском виде *Allium pumilum* (*Alliaceae*) . . . 8 1126

Хмелев К. Ф., Кунаева Т. И. О некоторых редких и новых растениях во флоре Воронежской области . . . 10 1414
Чернядьева И. В. Новые и редкие виды мхов для плато Путорана . . . 1 120

Методика ботанических исследований

Абражко В. И. О некоторых методических подходах при изучении водного режима растительных сообществ . . . 7 974
Исаков В. Н., Гросберга И. Х. Использование файловой системы накопления данных для исследования антропогенного влияния на форму листа древесных растений . . . 4 553

Охрана растительного мира

Боч М. С. Редкие растения болот Северо-Запада РСФСР и организация их охраны . . . 5 688
Васильченко Т. И. Влияние заповедного режима на развитие и возрастной состав ценопопуляций *Schiverechia podolica* (*Cruciferae*) . . . 7 984
Ершова Э. А., Ханминчун В. М. Фитоценозы с *Stelleropsis altaica* (*Thymelaeaceae*) в Горном Алтае, нуждающиеся в охране . . . 9 1266
Камелин Р. В., Курбанов Дж. Исчезающие и редкие растения северо-западного Копетдага (Кюрендага) . . . 3 409
Любарский Е. Л., Никитин И. Ю. Об организации фитофильтра в зоне нефтехимического промышленного комплекса . . . 3 401
Рахманина А. Т. Изменение отдельных показателей водного режима растений болот под воздействием супероптимальных доз органических удобрений 3 418
Рахманина А. Т. Особенности водного режима некоторых луговых и залежных растений под воздействием сточных вод свиноводческого комплекса . . . 4 546
Стойко С. М., Саик Д. С., Сухарюк Д. Д., Тасенкевич Л. А. Карпатский государственный заповедник и необходимость улучшения его территориальной структуры . . . 10 1418

Числа хромосом

Аверьянов Л. В., Медведева Н. А., Серов В. П. Числа хромосом представителей сем. *Orchidaceae* с Кавказа . . . 7 999
Агапова Н. Д., Землкова Е. А. Числа хромосом некоторых видов рода *Ranunculus* (*Ranunculaceae*) . . . 6 855
Вахтина Л. И. Числа хромосом некоторых видов рода *Allium* (*Alliaceae*) флоры СССР . . . 5 700
Волкова С. А., Бойко Э. В. Числа хромосом некоторых видов семейства *Asteraceae* из южной части советского Дальнего Востока . . . 7 1000
Гагнидзе Р. И., Гвиниашвили Ц. Н., Патараиа М. Г., Джинджолиа Л. Д. Числа хромосом некоторых высокогорных видов Большого Кавказа . . . 12 1698
Давлианидзе М. Т. Числа хромосом представителей семейств *Asteraceae*, *Boraginaceae*, *Brassicaceae*, *Liliaceae*, *Fabaceae*, *Paeoniaceae*, *Poaceae*, *Primulaceae*, *Ranunculaceae*, *Rosaceae* флоры Грузинской ССР . . . 5 698
Дмитриева С. А. Числа хромосом некоторых представителей семейств *Apiaceae*, *Brassicaceae*, *Caryophyllaceae* и *Cyperaceae* флоры Белоруссии . . . 7 994
Дмитриева С. А. Числа хромосом представителей семейства *Lamiaceae* и *Poaceae* флоры Белоруссии . . . 1 130
Захарьева О. И. Числа хромосом некоторых цветковых растений Кавказа и Средней Азии . . . 12 1699
Красников А. А. Числа хромосом некоторых представителей семейства *Asteraceae* из Сибири . . . 12 1702
Красников А. А. Числа хромосом представителей семейства *Alliaceae* с Алтая и из Тувинской АССР . . . 6 858
Свешникова Л. И., Кричфалуший В. В. Числа хромосом некоторых представителей семейств *Amaryllidaceae* и *Liliaceae* флоры УССР и ГССР . . . 8 1130
Семеренко Л. В. Числа хромосом некоторых видов флоры Белоруссии . . . 1 130
Семеренко Л. В. Числа хромосом некоторых видов цветковых растений флоры Белоруссии . . . 7 992
Соколовская А. П., Пробатова Н. С. Числа хромосом сосудистых растений из Приморского края, Камчатской области, Приамурья и Сахалина 7 997
Соколовская А. П., Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г. Числа хромосом видов семейств *Asteraceae*, *Poaceae*, *Rosaceae* из Приморского края, Камчатки и Сахалина . . . 1 126
Стародубцев В. Н. Числа хромосом представителей некоторых семейств Дальнего Востока СССР . . . 2 275
Фризен Н. В. Числа хромосом представителей семейства *Alliaceae* из Сибири 7 1001
Чернева О. В. Числа хромосом видов рода *Cousinia* (*Asteraceae*) флоры СССР 6 856

Потери науки

Бардунов Л. В., Бачурина А. Ф., Шляков Р. Н. Памяти Лидии Ивановны Савич-Любицкой (1886—1982) . . . 2 278

Васильченко И. Т. Евгений Григорьевич Бобров (1902—1983) 6 860
Нахуцришвили Г. Ш., Чанишвили Ш. Ш., Гагнидэе Р. И. Памяти Николая Николаевича Кецховели (1897—1982) 2 283

Юбилеи и даты

Долуханов А. Г., Колаковский А. А. Анна Лукьяновна Харадзе (1905—1977) (к 80-летию со дня рождения) 5 702
Ефимова В. А., Берзак И. А. Памяти Владимира Федоровича Раздорского (1883—1955) 3 427
Ильинская И. А. Африкан Николаевич Криштофович (к 100-летию со дня рождения) 12 1704
Тарабрин В. П., Бурда Р. И. Евгений Николаевич Кондратюк (к 70-летию со дня рождения) 4 559

Критика и библиография

Аблаев А. Г. *Л. Ю. Буданцев.* История арктической флоры эпохи раннего кайнофита. 1983 . . . . 9 1269
Андреева В. М. *И. Комарек, Б. Фотт. Chlorophyceae* (зеленые водоросли) пор. *Chlorococcales* — В кн.: Внутренние (континентальные) водоемы, т. 16. Фитопланктон пресных вод. 1983 . . . . 11 1574
Андреевская Н. П., Белорусова Ж. М. (*Рецензия*). Юрибейский мамонт. 1982 3 433
Андриенко Т. Л., Миркин Б. М. (*Рецензия*). Охрана флоры речных долин в Прибалтийских республиках. 1983 . . . . 8 1139
Батыгина Т. Б. *В. А. Поддубная-Арнольди.* Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам. 1982 . . . . . 8 1132
Васильченко И. Т. *Э. С. Ан, К. С. Ботман, В. Е. Гончаров, И. К. Дудра, Л. Я. Кульбашина.* Заповедные территории Узбекистана. 1982 . . . . . 5 711
Васильченко И. Т., *К. Ш. Матон.* Фитогеография в приложении к происхождению культурных растений. 1981 . . . . 3 429
Высоцкая Е. И. *Р. Фритч.* Индекс хромосомных чисел растений — Бриофиты. 1982 . . . . 2 290
Голуб Ю. А. *Н. А. Яруллина.* Первичная биологическая продуктивность почв дельты р. Терека. 1983 . . . . 5 713
Голуб В. Б., Коротков К. О., Наумова Л. Г., Туганаев В. В. (*Рецензия*). Луга Нечерноземья. 1984 . . . . 12 1713
Дмитриева С. И. *П. М. Санько.* Естественные луга Белоруссии, их характеристика и оценка 11 1581
Злобин Ю. А. *Б. М. Миркин.* Антропогенная динамика растительности. Итоги науки и техники. Ботаника. 1984 . . . . 12 1709
Кирпичников М. Э. (*Рецензия*). О неопубликованном труде J. Théodore Descourtilz 7 1003
Корона В. В., Главацкая Т. П. *Людм. А. Бойко.* Регуляторные механизмы процесса развития высших растений. 1981 . . . . 4 564
Красноборов И. М., Ханминчун В. М., Шауло Д. Н. *В. И. Грубов.* Определитель сосудистых растений Монголии. 1982 . . . . 4 563
Кузьмичев А. И. *Б. М. Миркин, Г. С. Розенберг.* Толковый словарь современной фитоценологии. 1983 . . . . 1 143
Лебеденко Л. А. *А. Г. Юсуфов.* Механизмы регенерации растений. 1982 . . . . 12 1712
Левковская Г. М. *Л. А. Куприянова, Л. А. Алешина.* Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. Т. 1. 1972. — *Л. А. Куприянова, Л. А. Алешина.* Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. 1978. — *А. Е. Бобров, Л. А. Куприянова, М. В. Литвинцева, В. Ф. Тарасевич.* Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных и однодольных растений флоры европейской части СССР. 1983 . . . . . 9 1272
Литвак А. И., Самородов В. Н., Крылова В. В., Шоферистова Е. Г. *В. П. Банникова, О. А. Хведынич.* Основы эмбриологии растений. 1982 . . . . . 4 570
Малышев Л. И. *А. Лёве.* Флора Исландии. 1983 . . . . 12 1708
Матвеева Е. П. *Л. П. Лебедева.* Динамика и продуктивность субальпийских лугов северного макросклона Киргизского хребта. 1984 . . . . 10 1426
Матвиенко А. М. *Г. М. Паламарь-Мордвинцева.* Зеленые водоросли. Класс Конъюгаты. Порядок Десмидиевые (2). 1982 . . . . 1 147
Миркин Б. М. (*Рецензия*). Геосистемы сухих степей Монголии. Опыт изучения района Гурван Туруу. Результаты польско-монгольской физико-географической экспедиции. Географические исследования, вып. 2. 1983 . . . 1 137
Миркин Б. М. (*Рецензия*). Природа Сохондинского заповедника. 1983 . . . . . 8 1136
Миркин Б. М. (*Рецензия*). Роль огня в северных циркумполярных экосистемах. 1983 . . . . 2 287
Миркин Б. М. *Дж. Сильвертаун.* Введение в популяционную экологию растений. 1982 . . . . 3 430
Миркин Б. М., Муст Н. М. (*Рецензия*). Воспроизводство, охрана и рациональное использование природных растительных ресурсов. — Труды Ставропольского научно-исследовательского института сельского хозяйства. 1983 . . . . 4 567

Миркин Б. М., Муст Н. М. (*Рецензия*). Человек, растительность и почва. 1983 10 1428
Миркин Б. М., Соломещ А. И. *Я. Моравец* и др. Растительные сообщества Чешской Социалистической Республики и опасность их исчезновения. 1983 . . . . . 12 1718
Наумова Л. Г., Ханов Ф. М., Хасанова З. М. (*Рецензия*). Материалы III Всесоюзного совещания по проблемам агрофитоценологии и агробиогеоценологии 10 1431
Туганаев В. В. *Б. М. Миркин, Г. С. Розенберг.* Толковый словарь современной фитоценологии. 1983 . . . . . 1 140
Туганаев В. В., Ляхова Л. Н. *В. И. Василевич.* Очерки теоретической фитоценологии. 1983 . . . . . 8 1133
Харкевич С. С. (*Рецензия*). Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование. Семейства *Magnoliaceae — Limoniaceae.* 1984 (1985) 11 1576
Шеляг-Сосонко Ю. Р., Андриенко Т. Л. *В. И. Парфенов.* Флора Белорусского Полесья. 1983 . . . . . 2 285
Яковлев Г. П. *О. Н. Аллен, Э. К. Аллен.* Бобовые: признаки, использование и нодуляция. 1981 . . . . . 1 133
Яценко-Хмелевский А. А., Лебеденко Л. А. (*Рецензия*). Ультраструктурная анатомия высших растений (обзор работ лаборатории анатомии растений Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР) 5 706

Хроника

Гордеева М. М. Сессия секции травяных биогеоценозов Научного совета АН СССР по проблемам биогеоценологии и охраны природы (Пущино-на-Оке Московской обл., 6—8 IV 1983) 2 292
Макарова И. В. Второй рабочий семинар диатомологов (Борок, 16—20 IV 1984) 5 717
Мурадов К. М., Троицкая Е. А., Сухова Г. В. О сессии Научного совета АН СССР по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» (Ашхабад, 24—27 IV 1984) 9 1280
Немирович-Данченко Е. Н., Снигиревская Н. С. I Всесоюзная конференция по анатомии растений (Ленинград, 10—12 X 1984) 9 1275
Хохряков А. П., Харкевич С. С., Качура Н. Н. VIII сессия Дальневосточного отделения Научного Совета по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» (Магадан, 5—8 VI 1984) 4 573

Во Всесоюзном ботаническом обществе

Абрамова Т. И. Ростовское отделение ВБО 8 1142
Савицкий В. Д. Украинское ботаническое общество в 1984 г. 10 1435
Селедец В. П. В Приморском отделении ВБО 3 437
Информация о VIII делегатском съезде ВБО 9 1284

Правила для авторов «Ботанического журнала» 9 1285

Указатель тома 70 (1985) 12 1723

CONTENTS

Page

Baranova M. A. Classifications of morphological types of stomata 1585

Vasilevich V. I. On the methods in classification of vegetation 1596

Bedoshvili D. O. An attempt of classification of the alpine meadow vegetation of the Caucasus using the groups of associated species (as exemplified by the Kazbegy Region) 1605

COMMUNICATIONS 1614

Batygina T. B., Shevtsova G. G. Metamorphosis in the ontogeny of the *Orchidaceae* (with special reference to *Cymbidium* hybridum, *Orchidaceae*). (1614). — **Zakorko N. G.** Anatomical features of the petiolar structure in the family *Ulmaceae* s. str. (1621). — **Ostroumova T. A.** Structure of the leaf epidermis in some species of the genus *Elaeosticta* (*Umbelliferae*). (1625). — **Borisovskaya G. M.** Leaf structure in some tundra species of the genus *Saxifraga* (*Saxifragaceae*). (1629). — **Tsyrenova D. Ju.** The genus *Geranium* (*Geraniaceae*) in the flora of the Soviet Far East. (1636). — **Geldikhanov A. M.** Notes on the species of the genus *Torilis* (*Apiaceae*) in the flora of Turkmenia. (1644). — **Shutov V. V.** The effect of ecological factors upon the productivity of *Vaccinium myrtillus* and *Oxycoccus palustris* (*Ericaceae*). (1647). — **Lubjagina N. P.** Ecological and biological characteristics of *Trollius asiaticus* (*Ranunculaceae*). (1653). — **Marina L. V.** Comparative analysis of the ecotopological structure of the floras of different river basins (Eastern Altai). (1658). — **Motiekaityte V. P.** On ruderal associations of the alliances Arction lappae and Aegopodion podagrariae from Northern Lithuania. (1664). — **Ivanova T. I., Vaskovsky M. D., Vladimirov V. K.** Seasonal changes in respiration of herbaceous plants from Wrangel Island. (1675). — **Lukjanova L. M., Bulycheva T. M.** On temperature relation of photosynthesis in the plants of Khibiny at different light intensity. (1683).

NEW TAXA 1691

Takhtajan A. L. Three new families of flowering plants. (1691). — **Khalkuziev P.** A new species of the genus *Juno* (*Iridaceae*) from Northern Pamiro-Alai. (1693). — FLORISTIC FINDINGS 1696

Papchenkov V. G. New and rare plant species from autonomous republics of Middle Povolzhje. (1696).

CHROMOSOME NUMBERS 1698

Gagnidze R. I., Gviniaschvili Ts. N., Pataraia M. G., Dzindzolia L. D. Chromosome numbers in some high-elevation species from the Big Caucasus. (1698). — **Zakharyeva O. I.** Chromosome numbers of some flowering plants from the Caucasus and Middle Asia. (1699). — **Krasnikov A. A.** Chromosome numbers in some representatives of the family *Asteraceae* from Siberia. (1702).

ANNIVERSARIES 1704

Iljinskaya I. A. African Nicolaevich Kryshtofovich (towards the 100th birthday). (1704).

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 1708

Malyshev L. I. *A. Löve.* Flora of Iceland. 1983. (1708). — **Zlobin Yu. A.** *B. M. Mirkin.* Anthropogenic dynamics of vegetation. Advances in science and technology. Botany. 1984. (1709). — **Lebedenko L. A.** *A. G. Youssoufov.* Mechanisms of plant regeneration. 1982. (1712). — **Golub V. B., Korotkov K. O., Naumova L. G., Tuganaev V. V.** (*A review*). The meadow of Netchernozemya. 1984. (1713). — **Mirkin B. M., Solomesch I. I.** *J. Moravec* and collective. Red list of plant communities of Gzech Socialist Republic and their endangerment. 1983. (1718).

Index to volume 70 (1985) 1723

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Баранова М. А. Классификации морфологических типов устьиц 1585
Василевич В. И. О методах классификации растительности 1596
Бедошвили Д. О. Опыт классификации альпийских лугов Кавказа с использованием групп сопряженных видов (на примере района Казбеги) 1605

СООБЩЕНИЯ 1614

Батыгина Т. Б., Шевцова Г. Г. Метаморфоз в онтогенезе орхидных (на примере *Cymbidium* hybridum, *Orchidaceae*). (1614). — **Закорко Н. Г.** Анатомические особенности черешка представителей семейства *Ulmaceae* s. str. (1621). — **Остроумова Т. А.** Структура эпидермы листа некоторых видов рода *Elaeosticta* (*Umbelliferae*). (1625). — **Борисовская Г. М.** Анатомическое строение листьев некоторых видов рода *Saxifraga* (*Saxifragaceae*) тундры. (1629). — **Цыренова Д. Ю.** Род *Geranium* (*Geraniaceae*) во флоре советского Дальнего Востока. (1636). — **Гельдиханов А. М.** Заметки о видах рода *Torilis* (*Apiaceae*) флоры Туркмении. (1644). — **Шутов В. В.** Влияние экологических факторов на урожайность *Vaccinium myrtillus* и *Oxycoccus palustris* (*Ericaceae*). (1647). — **Лубягина Н. П.** Эколого-биологическая характеристика *Trollius asiaticus* (*Ranunculaceae*). (1653). — **Марина Л. В.** Сравнительный анализ экотопологической структуры флор речных бассейнов (Восточный Алтай). (1658). — **Мотекайтите В. П.** О рудеральных ассоциациях союзов Arction lappae и Aegopodion podagrariae Северной Литвы. (1664). — **Иванова Т. И., Васьковский М. Д., Владимиров В. К.** Сезонные изменения дыхания травянистых растений острова Врангеля. (1675). — **Лукьянова Л. М., Булычева Т. М.** О температурной зависимости наблюдаемого фотосинтеза растений Хибин при различной освещенности. (1683).

НОВЫЕ ТАКСОНЫ 1691

Тахтаджян А. Л. Три новых семейства цветковых растений. (1691). — **Халкузиев П.** Новый вид рода *Juno* (*Iridaceae*) из Северного Памиро-Алая. (1693).

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 1696

Папченков В. Г. Новые и редкие виды растений для автономных республик Среднего Поволжья. (1696).

ЧИСЛА ХРОМОСОМ 1698

Гагнидзе Р. И., Гвиниашвили Ц. Н., Патараиа М. Г., Джинджолиа Л. Д. Числа хромосом некоторых высокогорных видов Большого Кавказа. (1698). — **Захарьева О. И.** Числа хромосом некоторых цветковых растений Кавказа и Средней Азии. (1699). — **Красников А. А.** Числа хромосом некоторых представителей семейства *Asteraceae* из Сибири. (1702).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ 1704

Ильинская И. А. Африкан Николаевич Криштофович (к 100-летию со дня рождения). (1704).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 1708

Малышев Л. И. *А. Лёве.* Флора Исландии. 1983. (1708). — **Злобин Ю. А.** *Б. М. Миркин.* Антропогенная динамика растительности. Итоги науки и техники. Ботаника. 1984. (1709). — **Лебеденко Л. А.** *А. Г. Юсуфов.* Механизмы регенерации растений. 1982. (1712). — **Голуб В. Б., Коротков К. О., Наумова Л. Г., Туганаев В. В.** *(Рецензия).* Луга Нечерноземья. (1713). — **Миркин Б. М., Соломеш И. И.** *Я. Моравец* и др. Растительные сообщества Чешской Социалистической Республики и опасность их исчезновения. 1983. (1718).

Указатель тома 70 (1985) 1723

К СВЕДЕНИЮ АВТОРОВ

Издательство «Наука» готовит к выпуску во втором квартале 1986 г. книгу **«Горные фитоценотические системы Субарктики»** (отв. редактор Б. Н. Норин).

Монография является итогом стационарных комплексных исследований горных фитоценотических систем Субарктики. В первой части работы дается анализ экологических условий в горах континентальной Субарктики (геологических условий и рельефа, почв, климата и фитоклимата северотаежного, подгольцового и гольцового поясов). Вторая часть детально характеризует флористические комплексы сосудистых растений, листостебельных и печеночных мхов, лишайников, водорослей, а также макро- и микромицетов (списки с аннотациями, таксономический и географический анализы состава флор и др.). В третьей части даются классификация и описание горных фитоценотических систем (сводные таблицы синтаксонов, характеристики их строения и условий существования).

Книга предназначена для экологов, геоботаников, ботанико-географов, флористов, преподавателей и студентов вузов.

Заказы на книгу направляйте по адресу: 197345, Ленинград, Петрозаводская ул., 7. Магазин «Книга-почтой» Северо-Западной конторы «Академкнига».

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *М. В. Евемская* и *Г. Н. Мартьянова*

Сдано в набор 09.09.85. Подписано к печати 13.12.85. М-28121. Формат бумаги $70 \times 108^1/_{16}$.
Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 14.0
Усл. кр.-отт. 14.44. Уч.-изд. л. 16.09. Тираж 2172. Тип. зак. 801.

Ордена Трудового Красного Знамени
издательство «Наука», Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

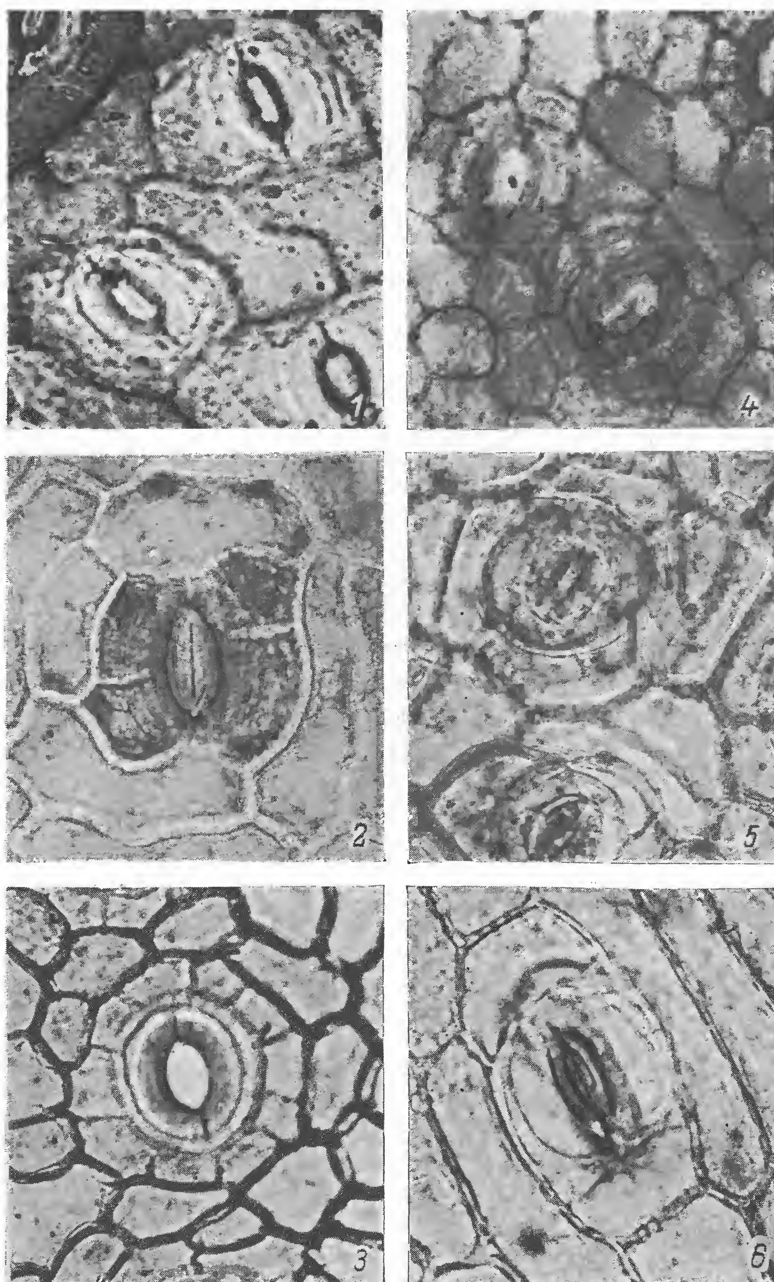


Таблица I. Типы устьичного аппарата.

1 — парацитный у *Trimenia weinmannifolia*, *2* — латероцитный у *Sarcandra glabra*, *3* — промежуточный между энциклоцитным и аномоцитным, с массивным двойным внешним устьичным выступом и перистоматическим кольцом у *Ascarinopsis coursii*, *4* — энциклоцитный у *Exbucklandia populnea*, *5* — анизоцитный у *Peperomia obtusifolia*, *6* — тетрацитный у *Hanguana malayana*. Увел.: *1—5* — 400; *6* — 600.

К с. 1589

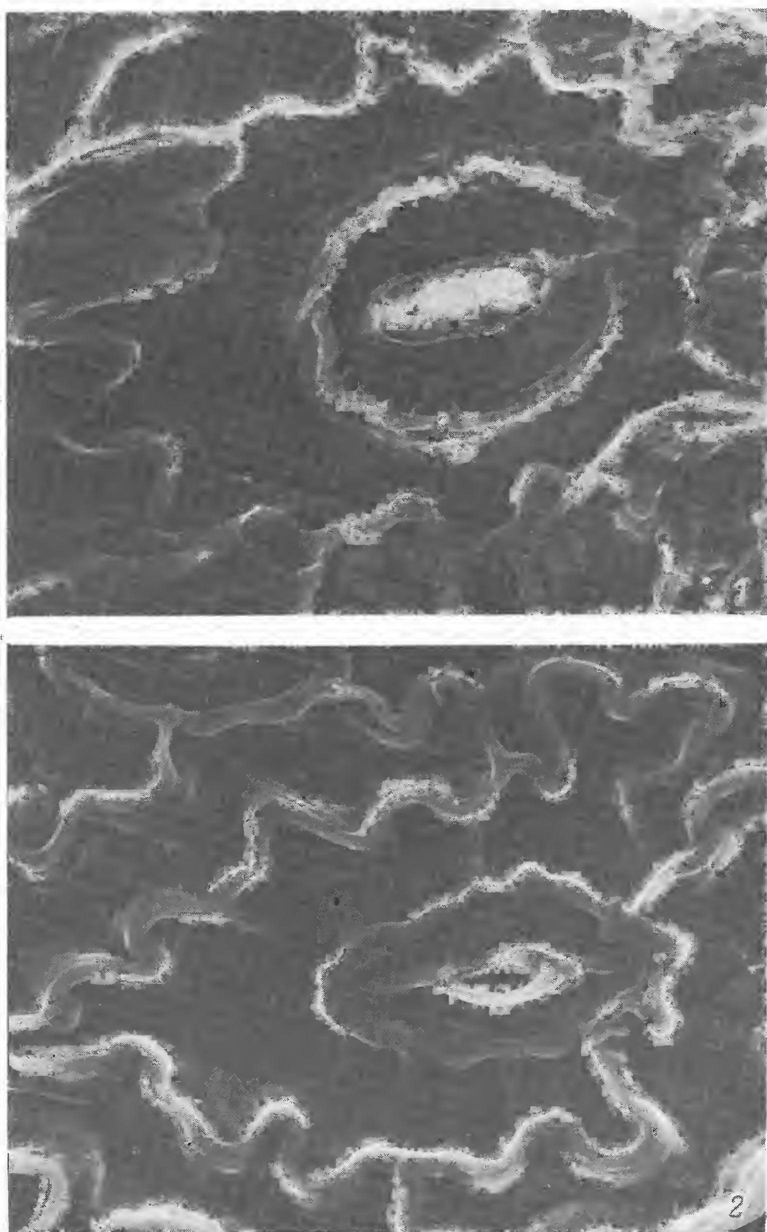


Таблица II. Перицитный (*1*) и полоцитный (*2*) типы устьичного аппарата под сканирующим электронным микроскопом.

1 — *Aneimia phyllitidis*, *2* — *Woodwardia radicans*. Увел. 860.

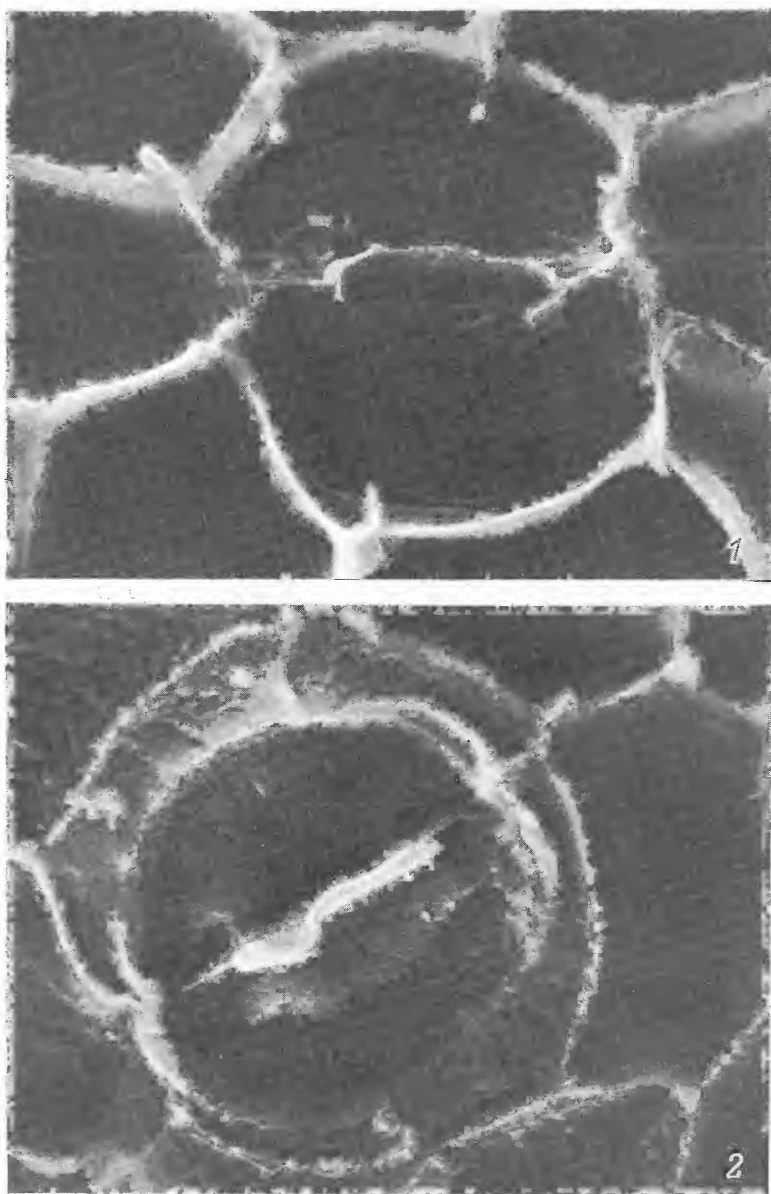
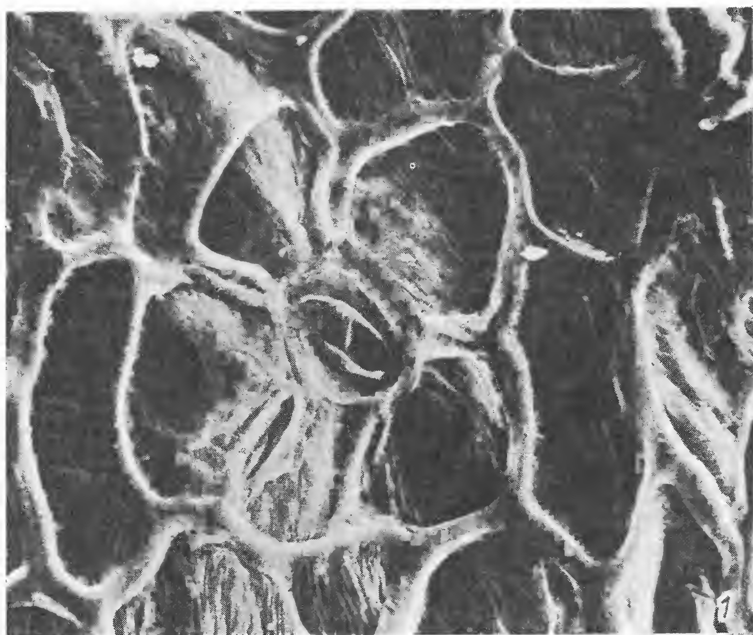


Таблица III. Латероцитный (*1*) и не вполне энциклоцитный (*2*) типы устьичного аппарата под сканирующим электронным микроскопом.

1 — *Buxus rolfei*, ×1300; *2* — *Sarcococca pruniformis*, × 1800.

К с. 1589



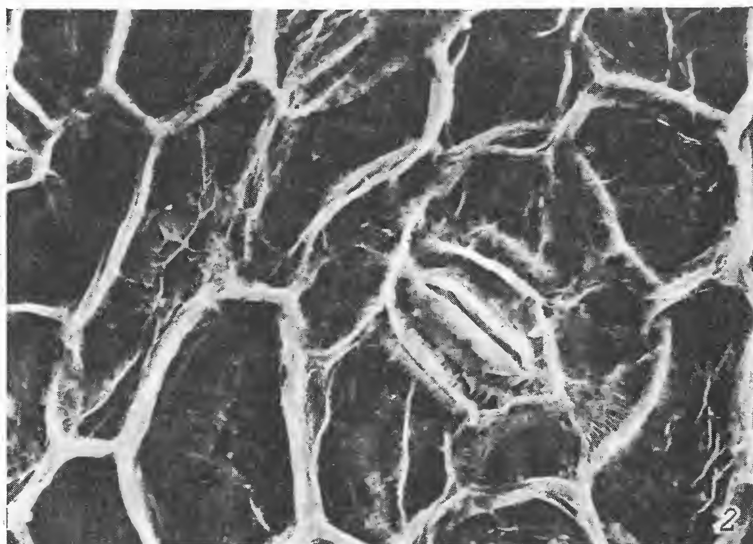
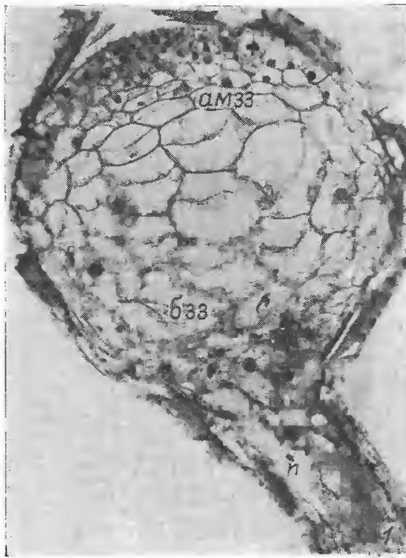
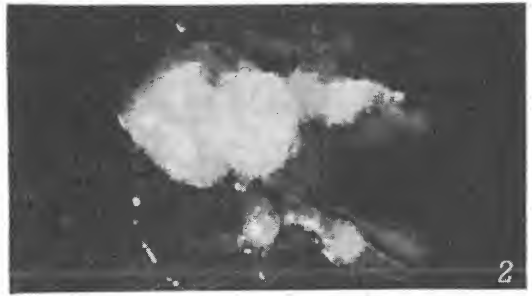
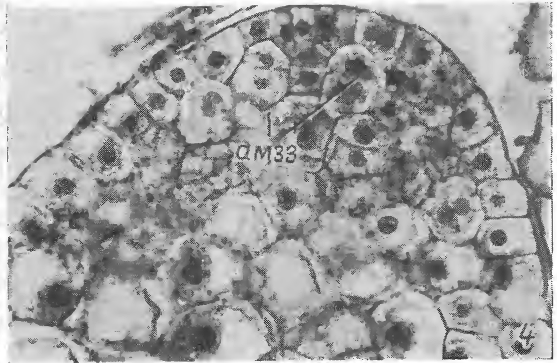


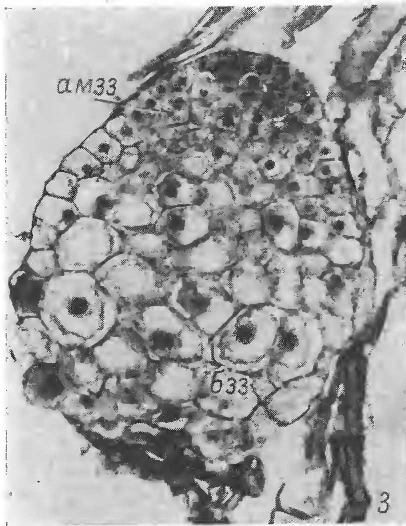
Таблица IV. Устьица, окруженные побочными клетками, образующими более или менее выраженную розетку, под сканирующим электронным микроскопом.

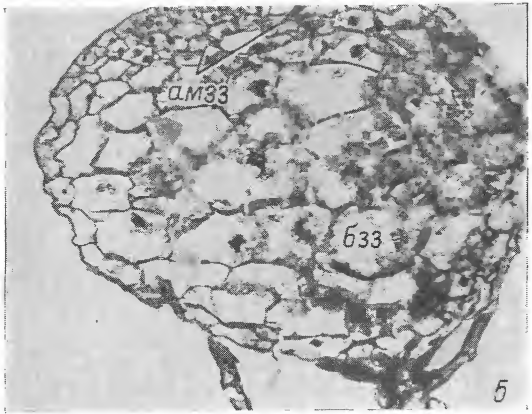
1 — Anemopsis californica, ×720; *2 — Saururus cernuus*, ×940.

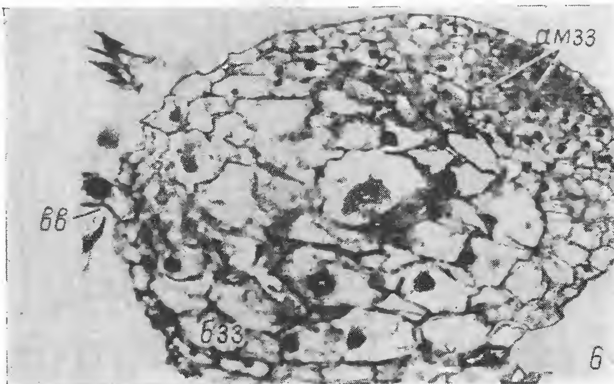








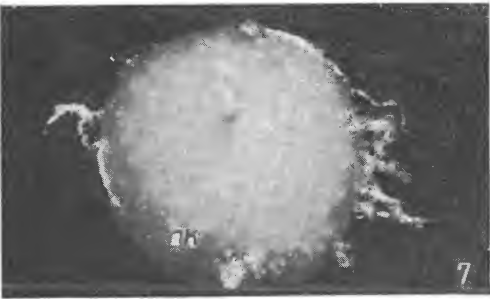




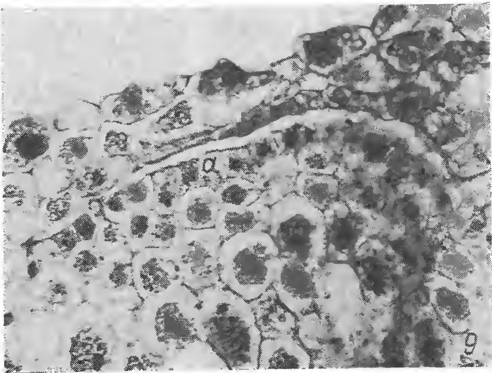
Таблица

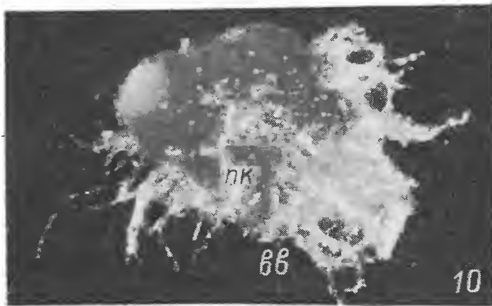
Развитие зародыша и проростка *Cymbidium* hybridum в культуре in vitro (*1—21*).

амзз — апикальная меристематическая зона зародыша, *бзз* — базальная зона зародыша, *п* — подвесок, *вв* — всасывающий волосок, *пк* — протокорм, *амзпк* — апикальная меристематическая зона протокорма, *бзпк* — базальная зона протокорма, *а* — апекс побега, *пт* — прокамбиальный тяж. *1* — зародыш в семени, изолированном из плода через 195 дней после опыления; *2—4* — зародыш через три недели после начала культивирования — начало активных клеточных делений в апикальной зоне; *5*, *6* — зародыш через 1.5 месяца после начала культивирования — в базальной части видны разрушение клеточных оболочек и дегенерация клеток эмбриодермы;













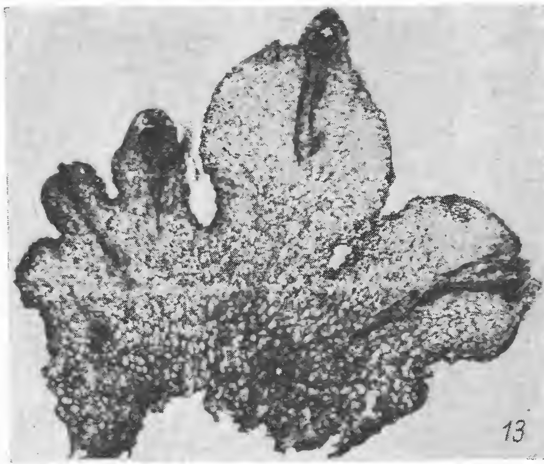
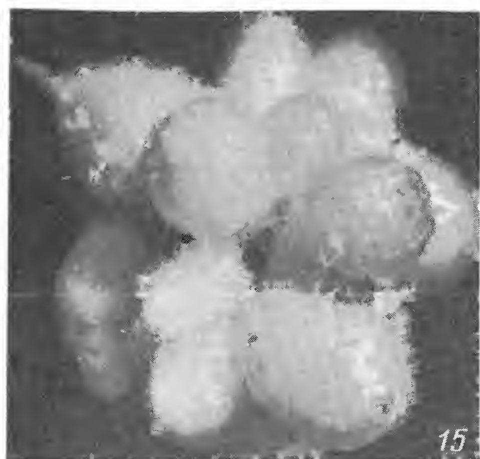
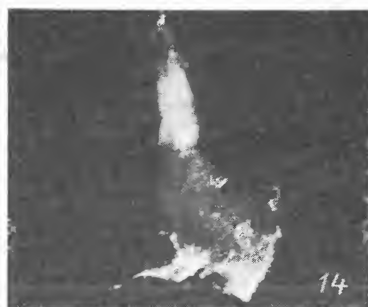
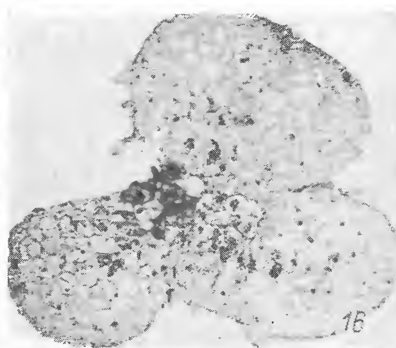


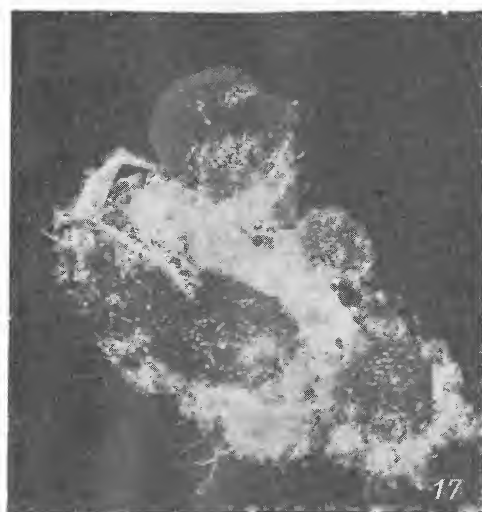
Таблица *(продолжение)*.

7 — протокорм, образующийся через 1.5—2 месяца после начала культивирования; *8—11* — эндогенное заложение апекса побега и дифференциация прокамбиального тяжа; *12—14* — формирование на протокорме нескольких точек роста; *15—18* — образование групп протокормов, связанных между собой основаниями; *19—21* — заложение и развитие корня через 3—3.5 месяца после начала культивирования.

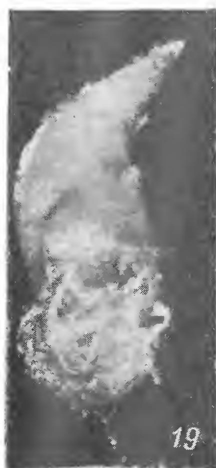














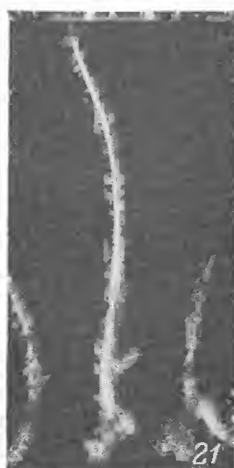
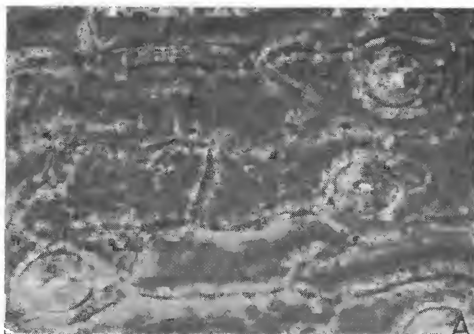
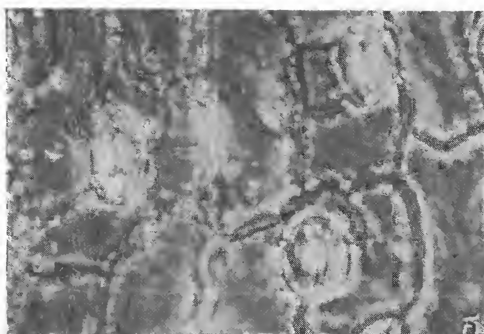
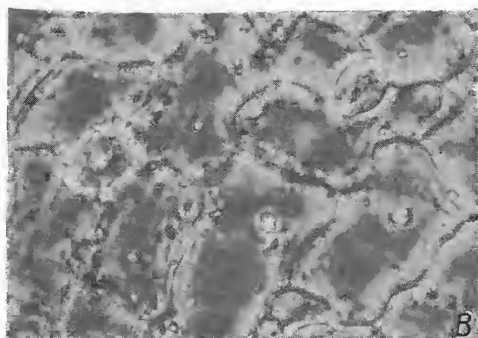


Таблица *(продолжение)*.

К ст. Т. А. Остроумовой, с. 1627







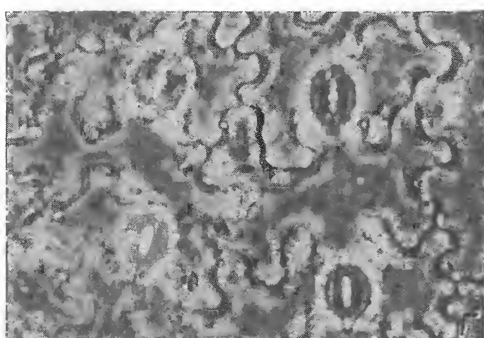


Таблица.
Эпидерма листа.

А — *Elaeosticta transitoria* (Моголтау); *Б* — *E. hirtula* (Кайнактау); *В*, *Г* — *E. hirtula* (оз. Искандеркуль): *В* — верхняя сторона листа, *Г* — нижняя.

1 р. 90 к.

Индекс 70056

Ботанический журнал, 1985, т. 70, 12, 1585—1736